Aus dem Physiologischen Institut der
Freien Universität Berlin
und dem
Physiologischen Institut
der Erasmus Universiteit Rotterdam

VISUELL-VESTIBULÄRE INTERAKTION UND FOKUSSIERUNG VISUELLER AUFMERKSAMKEIT BEI BEWEGUNGSSEHEN UND STEUERUNG GLATTER AUGENFOLGEBEWEGUNGEN

Experimente mit Sigma-OKN und Sigma-Bewegung

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der medizinischen Doktorwürde
an den Medizinischen Fachbereichen
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Gabriel Curio
aus Berlin
1986

Aus dem Physiologischen Institut der
Freien Universität Berlin
und dem
Physiologischen Institut
der Erasmus Universiteit Rotterdam

VISUELL-VESTIBULÄRE INTERAKTION UND FOKUSSIERUNG VISUELLER AUFMERKSAMKEIT BEI BEWEGUNGSSEHEN UND STEUERUNG GLATTER AUGENFOLGEBEWEGUNGEN

Experimente mit Sigma-OKN und Sigma-Bewegung

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der medizinischen Doktorwürde
an den medizinischen Fachbereichen
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Gabriel Curio
aus Berlin
1986

Referent: Prof. Dr. O.-J. Grüsser

Korreferent: Prof. Dr. J. Wollensak

Gedruckt mit Genehmigung der Medizinischen Fachbereiche der Freien Universität Berlin

Promoviert am: 23.06.1986

Meinen Eltern

INHALTSVERZEICHNIS

Seite

VORWORT 9

A. EINFÜHRUNG 14
I. Das Sigma-Paradigma 14
II. Fragestellung 16
III. Allgemeine Methodik 19
1. Reizdarbietung 19
2. Messung der Augenbewegungen 22
(a) DC-Elektrooculographie (EOG) 22
(b) Elektromagnetische Induktionsmethode 23
3. Datenanalyse 24

B 1 GRUNDZÜGE DER INTERAKTION VON VESTIBULO-OCULÄREM REFLEX UND SIGMA-OPTOKINETISCHEM NYSTAGMUS BEIM MENSCHEN 25
I. Experimentelle Ergebnisse 25
1. Stationärer Streifenzylinder und passive, sinusförmige Rotation der Versuchsperson 25
2. Stationäre Versuchsperson und Sinusrotation des Streifenzylinders 31
3. Gekoppelte Sinus-Rotation von Versuchsperson und Streifenmuster 33
4. Aktive Kopfbewegungen während Sigma-OKN 35
II. Diskussion 43
III. Zusammenfassung 48

B 2 UNTERSUCHUNGEN ZUR VISUELLEN SUPPRESSION DES VESTIBULO-OCULÄREN REFLEXES UNTER STROBOSKOPISCHER BELEUCHTUNG 50
I. Einführung 50
II. Spezielle Datenanalyse 51

III. Experimentelle Ergebnisse 52
1. Effekt schwacher kurzzeitiger passiver horizontaler Rotation auf Sigma-Bewegung und Sigma-OKN 52
2. Beeinflussung eines Sigma-OKN durch postrotatorischen Nystagmus 55
3. VOR-Suppression während Fixation: Abhängigkeit von Blitzfrequenz und Musterperiodizität 57
4. VOR-Suppression während Sigma-OKN: Abhängigkeit von Blitzfrequenz und Muster-Periodizität 60
5. VOR-Suppression während Phi-Stimulation 70
6. Unterdrückung des optokinetischen Nystagmus durch Fixation eines kleinen, stroboskopisch beleuchteten Zieles 75
7. Einfluß willentlicher, nicht-visueller VOR-Modulation 77
IV. Diskussion 80
1. Blickgeschwindigkeit und Bewegungssehen im extrapersonalen Raum als Bezugsgrößen für Sigma-Phänomene 80
2. Wechsel des "Innervationsempfindens" bei Generierung glatter Augenbewegungen: Blickfolgeimpuls versus vestibulo-oculäre Induzierung 81
3. Antwortverhalten visuell-afferenter Neurone als Grundlage der Effizienzbegrenzung einer VOR-Suppression unter stroboskopischer Beleuchtung 82
4. Antwortverhalten zentral-vestibulärer Neurone während visueller VOR-Suppression 84
(a) "Foveale" versus "optokinetische" Reizung 84
(b) Implikationen der neuronalen Suppressionscharakteristika für vestibulo-corticale und vestibulo-oculäre Projektionen 86
5. Beziehungen des Blickfolgesystems zur Generierung eines VOR-Suppressionssignals 87
6. Suppressionsmodus (Fixation versus OKN) als ein Parameter visuell-vestibulärer Interaktion 90

7. Zum Konzept einer "optimalen" VOR-Suppression 97
V. Zusammenfassung 98

C. RÄUMLICH-SELEKTIVE VISUELLE AUFMERKSAMKEIT UND GENERIERUNG GLATTER AUGENFOLGEBEWEGUNGEN 100
I. Einführung 100
1. Entwicklung der Fragestellungen 100
2. Spezielle Methodik 102
(a) Messung der Augenbewegungen 102
(b) Reizdarbietung 106
(c) Experimente 106
(d) Datenanalyse 110
II. Experimenteller Teil 111
1. Präzision der Blickposition während fovealer Sigma-Folgebewegung 111
2. Das Verfolgen perceptueller Ziele (Tunnel-Experimente) 116
(a) Horizontales Streifenmuster 116
(b) Punktkreis 116
3. Räumlich-selektive Aufmerksamkeit in der Steuerung fovealer Folgebewegungen 118
4. Räumlich-selektive Aufmerksamkeit bei der Verfolgung extrafovealer Ziele 120
(a) Fovealer Sigma-OKN 122
(b) Parafovealer Sigma-OKN 122
5. Zielselektion unter Konfliktstimulation 127
(a) Ausrichtung der Aufmerksamkeit auf parafoveale Bewegungswahrnehmungen während Stimulation der Fovea durch andere scheinbewegte Muster 127
(b) Intrafovealer Konflikt 128
6. Kontrollexperimente 130
III. Diskussion 133
1. Der visuelle Feld-Faktor 133

2. Einfluß der allgemeinen und der visuellen Aufmerksamkeit 136
3. Räumlich-selektive visuelle Aufmerksamkeit 139
4. Willentliche Entscheidungen und kognitive Faktoren 141
5. Über die "ökologische Validität" verschiedener Prinzipien der neuronalen Kontrolle von Folgebewegungen 142

D. ZUSAMMENFASSUNG 148

E. LITERATURVERZEICHNIS 152

Danksagung 165

Lebenslauf 166

VORWORT

Über das proprio- und exteroceptive Sensorium unseres Körpers erleben wir das physische 'in der Welt sein' und gewinnen Informationen für Aufbau und Ausbau eines individuellen Weltmodells ('internal map of extrapersonal space'). Die Wahrnehmungslehre kann somit als Bestandteil einer Lehre von Bewußtheit und Bewußtsein aufgefaßt werden (vgl. METZGER, 1966).

Über das Körper-Ich ist die Außenwelt dem bewußten Erleben auch aktiv - in Form willentlicher Exploration - zugänglich. Nach BISCHOF (1966b) ist dabei

"was der Ausdruck 'Wille' psychophysiologisch zu bedeuten hat, eine gegenwärtig noch nicht einmal im Prinzip beantwortbare Frage, die sich bei kybernetischer Betrachtung zum Glück durch die formale Feststellung, es handele sich um eine besondere Klasse von Führungsgrößen im Wirkungsgefüge der Sensomotorik, einigermaßen umgehen läßt.
Phänomenal erscheint ein Willensakt als die Hinwendung einer dem Ich frei verfügbaren 'Kraft' auf einen bestimmten 'Angriffspunkt' (PIKLER, 1929). Schauplatz solcher Aktivitäten ist bevorzugt das Körper-Ich - mit der bedeutsamen Ausnahme der w i l l k ü r l i c h e n A u g e n b e w e g u n g, die in der Regel durch Aufmerksamkeitsverlagerung im Objektfeld geführt wird."

Ein vergleichbarer Gedankengang findet sich schon bei HOFMANN (1925):

"Man hat die zwangsmäßig an die Richtung der Aufmerksamkeit gebundene Einstellinnervation mit einem Reflex verglichen. In der Tat ist im Bewußtsein nur die Änderung der Aufmerksamkeitsrichtung bemerklich, die an sie gebundene Augenbewegung erfolgt unbewußt und zwangsmäßig von selbst, und wir erhalten wegen der Unbestimmtheit der kinästhetischen Empfindungen des Auges von ihrer Ausführung auch keine deutlich bewußte Kenntnis."

In der weiteren Analyse funktionaler Aspekte des Gesichtssinnes bei der Gewinnung des subjektiven 'Welt-Bildes' führt HOFMANN (1925) aus:

"Unser Sehorgan ist als 'Organ' eingefügt in den Gesamtorganismus und dient als solches dreierlei Zwecken: Es leitet uns bei der Ausführung willkürlicher Bewegungen; es verhilft uns zusammen mit anderen Sinnen zur Orientierung im Raum; es vermittelt uns, gleichfalls zusammen mit anderen Sinnen, Kenntnisse von den Dingen der 'Außenwelt' und liefert uns somit die Grundlage für die Ausbildung unseres Geistes ...
Als 'Sehdinge' bezeichnen wir nach HERING (1879) die durch die wirklichen Objekte hervorgerufenen Gesichtswahrnehmungen der Sehdinge relativ zum vorgestellten Orte des eigenen Ich."

Diese "egozentrische Lokalisation" (MÜLLER, 1917) ist einer exozentrischen Stufe in der Psychophysik der Raumwahrnehmung untergeordnet, deren umfassendste Struktur als "topomnestisch-universal" charakterisierbar ist (BISCHOF, 1966).

Der Gesichtssinn, verstanden hier als afferentes visuelles System zuzüglich der efferenten Visuomotorik, eignet sich nun insbesondere zum Studium der Verschränkung von Sensorik und Motorik im Wahrnehmungsakt und der Beteiligung 'höherer', kognitiver oder intentionaler Komponenten.

Zwei Kategorien konjugierter, für beide Augen gleichsinniger Augenbewegungen können hierzu herangezogen werden: Saccaden - schnelle, 'ruckweise', willkürliche Verschiebungen der Augen von einem Fixationspunkt zum nächsten, sowie langsame, glatte Augenfolgebewegungen, deren Generierung - in der Regel - an ein bewegtes visuelles Ziel gebunden ist. Als 'optokinetischer Nystagmus' (OKN) wird der regelhafte Wechsel von glatten Augenbewegungen und gegenläufigen Saccaden bezeichnet, wie er beispielsweise beim Blick aus einem fahrenden Zug auf die vorübergleitende Landschaft zu beobachten ist (sog. "Eisenbahn-Nystagmus" nach JUNG, 1953).

Vor ruhendem Auge bewirken Bewegungen der Sehdinge in der Welt über die induzierte retinale Bildverschiebung eine Bewegungswahrnehmung; diese andererseits ergibt sich in der Regel nicht bei der retinal ununterscheidbaren Bildbewegung einer stationären Umwelt während willkürlicher Augenfolgebewegungen.

Das Problem der visuellen Lokalisation bei Augenbewegungen ist vermutlich erstmals mit der Beobachtung von ARISTOTELES (384-322 v.Chr.) angesprochen worden, daß nach einem Blick in die Sonne ihr Nachbild (somit ein retinal ruhendes, 'stabilisiertes' Bild) in die jeweilige Blickrichtung lokalisiert gesehen wird, d.h. mit jeder Sakkade verschiebt sich auch die absolute Lokalisation des Nachbildes. Nachbildexperimente für glatte Augenbewegungen wurden von Erasmus DARWIN, BELL, PURKYNE (Überblick bei GRÜSSER, 1984), v. HELMHOLTZ (1866) und KOMMERELL und TÄUMER (1972) beschrieben.

Offensichtlich sind willkürliche Augenbewegungen in Bezug auf visuelle Lokalisation und Bewegungswahrnehmung mit einem Vorgang korreliert, der zu einer Umbewertung retinaler Positions- bzw. Geschwindigkeitsinformationen führt und somit während Augenbewegungen

i) für stationäre Objekte eine lokalisatorische "Raumkonstanz der Sehdinge" und
ii) für retinal stationäre Stimuli eine Bewegungswahrnehmung gewährleistet.

Ein Modell hierfür, das seit PURKYNE in der 3. Dekade des 19. Jh. in Abwandlungen immer wieder neu formuliert und vermutlich durch v. UEXKÜLL (1920) erstmals als Blockdiagramm angegeben wurde (Abb. 1A), faßt in der für den deutschen Sprachraum seit von HOLST und MITTELSTAEDT (1950) gebräuchlichen Terminologie BISCHOF (1966a) aus regeltechnischer Sicht zusammen:

"Wenn eine 'systematische Störung' durch a k t i v e Bewegung des Sinnesorganes hervorgerufen wird, kann die Kompensationsgröße auch unmittelbar dem efferenten Kommando zur Muskeltätigkeit entnommen werden (efferent gesteuerte Fremdkompensation). Dieses Verfahren ist allerdings nur dort zweckmäßig, wo von vorneherein mit einer ausreichend ungehinderten Exekution des Bewegungskommandos durch die Muskulatur gerechnet werden kann. In reiner Form ist diese Bedingung bei der Augenbewegung erfüllt*.
Bei jeder Blickbewegung setzt sich hiernach die retinale Nachricht aus zwei Komponenten zusammen, nämlich einer Meldung der objektiven Bewegungs- und Lokalisationsverhältnisse in der Außenwelt ("Exafferenz") und der Meldung einer gegensinnig zur Blickbewegung erfolgenden Verlagerung des Umweltbildes auf der Retina ("Reafferenz"). Zur Annullierung der letzteren wird zentralnervös eine Abzweigung des efferenten Kommandos zur Augenbewegung ("Efferenzkopie") in das Vereinigungssignal eingespeist."

Die folgende psychophysische Arbeit untersucht mittels des Studiums der "S i g m a -" Bewegungsillusion, die das Prinzip retinaler Bildstabilisierung methodisch abgewandelt für glatte Augenbewegungen adaptiert, Gesetzmäßigkeiten von visuomotorischer Bewegungswahrnehmung und Generierung glatter Augenbewegungen während visuell-vestibulärer Interaktion sowie unter besonderer Berücksichtigung der Einwirkungsmöglichkeiten willkürlicher Verschiebungen räumlich-selektiver Aufmerksamkeit.

---

* Diese weitere Sonderstellung der Oculomotorik war schon von MACH (1918) hervorgehoben worden:
"Insbesondere muß der Unterschied im Verhalten der Augenmuskel und der übrigen willkürlich erregbaren Muskel näher untersucht werden. Die meisten Muskel haben variable Arbeit zu verrichten, ... die Arbeit der Augenmuskel ist im Gegenteil nur gering und immer nur genau an die Änderung der Stellung der Augen gebunden, welche letztere allein von optischer Bedeutung ist, während die Arbeit als solche gleichgültig ist."

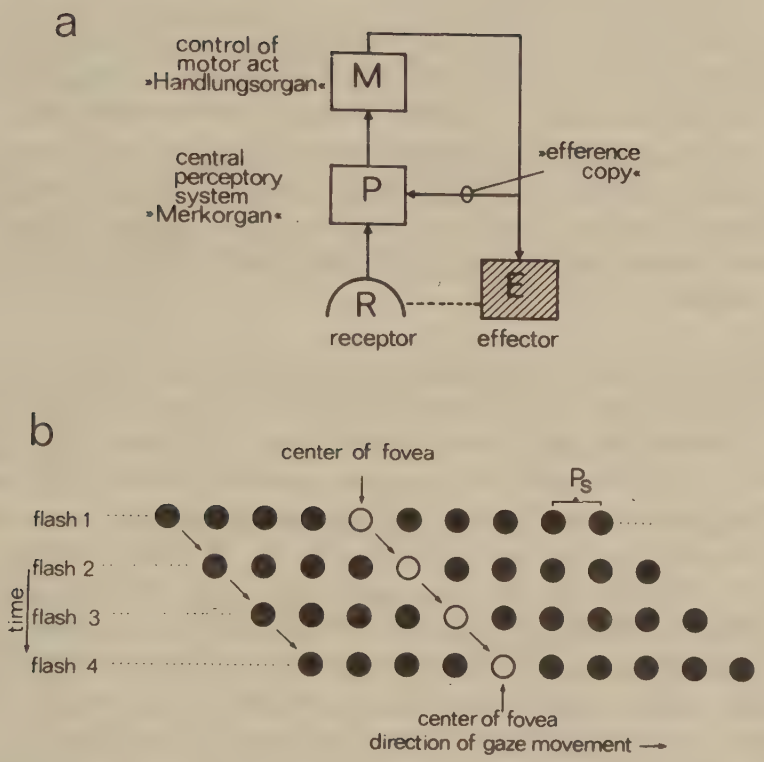


Abb. 1: (a) Allgemeines Schema der Interaktion von afferentem visuellem Signalfluß, efferenten motorischen Kommandos und Efferenzkopie (modifiziert nach von UEXKÜLL, 1920).(b) Sigma-Paradigma: Eine lange Reihe äquidistanter Punkte wird stroboskopisch mit einer Blitzfrequenz f_s beleuchtet; das Blickzentrum bewegt sich während eines Blitzintervalls von einem Punkt zum nächsten (oder übernächsten). Es werden so quasistationäre Bilder der Punktreihe auf der Retina erzeugt (ADLER et al., 1981).

A. EINFÜHRUNG

I. DAS SIGMA-PARADIGMA

Sigma-Phänomene können als "visuo-motorische Illusionen" aufgefaßt werden; der Ausdruck "visuo-motorisch" weist dabei auf die Beteiligung von Eigenbewegungen des Rezeptorenfeldes, der Retina, als Teil der Relativbewegungen zwischen Auge und Zielobjekt hin. Die grundlegende Konzeption zur Erzeugung von Sigma-Phänomenen läßt sich im folgenden experimentellen Ansatz darstellen (STOPER, 1967; LAMONTAGNE, 1973; BEHRENS und GRÜSSER, 1979):

Glatte Augenfolgebewegungen werden (bei fixiertem Kopf) durch das Verfolgen eines durch das Gesichtsfeld bewegten Fixationsobjektes initiiert; bewegen sich die Augen dabei über ein stroboskopisch beleuchtetes visuelles Muster mit einer räumlichen Periodizität parallel zum jeweiligen Augenbewegungsvektor mit einer Geschwindigkeit, bei der gerade eine Musterperiode während der Dunkelpause zwischen zwei Blitzen überquert wird, so werden auf der Retina durch jeden Blitz identische und somit quasi-stabilisierte Reize erzeugt (Abb. 1B). Das visuelle afferente System registriert damit nicht mehr die retinalen Musterverschiebungen ('Reafferenz'), die bei kontinuierlicher Beleuchtung durch ein erdstationäres Muster entgegengesetzt zum Vektor der Augenbewegung hervorgerufen werden würden. Ein zentrales Verrechnungsäquivalent des oculomotorischen Vektors wird daher - bei Nullgeschwindigkeitseingang aus dem visuell-afferenten System - allein dem Muster zugeschrieben. Diese "Interpretation" führt zu zwei Effekten:

(1) Das raumstationäre visuelle Muster wird als gleichmäßig mit dem Blick der Versuchsperson mitbewegt wahrgenommen (Sigma-Bewegung), und

(2) diese wahrgenommene Bewegung (oder das o.g. "Motorvektor-Äquivalent" selbst, von dem die Wahrnehmung abgeleitet ist) wird als Eingangssignal für das Augenfolgebewegungssystem und somit zur Perpetuierung dieser visuo-motorischen Illusion genutzt. Das einmal initiierte Sigma-Phänomen führt bei aufmerksamen Versuchspersonen leicht zu einem kontinuierlichen Sigma-OKN.

Das Sigma-Prinzip stellt ein geeignetes Mittel zur Untersuchung des Blick-Folgebewegungssystems und der visuellen Bewegungswahrnehmung sowohl beim Menschen als auch bei Affen dar (Überblick bei ADLER et al., 1981).

Die charakteristische Beziehung zwischen den Parametern Blitzfrequenz (f_s), Musterperiode (P_s) und mittlerer Augenwinkelgeschwindigkeit ($\bar{v}_e$) ist in folgender Gleichung ausgedrückt:

$$\bar{v}_e = k \cdot P_s \cdot f_s \quad \text{(Winkelgrad/Sekunde)} \qquad \text{(Gl. 1)}$$

Experimentelle Daten zeigen (BEHRENS und GRÜSSER, 1979), daß der Faktor k ("Sigma-mode") in der Regel nicht exakt ganzzahlig ist; dies würde implizieren, daß die Augen sich über genau eine, zwei oder mehr Perioden während eines Dunkelintervalls bewegen würden. Bewegen sich die Augen jedoch etwas schneller oder langsamer als ein ganzzahliges Vielfaches des Produktes aus Blitzfrequenz und Musterperiode, so wird auf der Retina eine leichte Verschiebung der Rezeptorengruppe bewirkt, die während aufeinanderfolgender Blitze stimuliert wird. Es addieren sich somit zusätzlich visuell-afferente Positionsänderungs-Signale (retinale Phi-Bewegung) zum zentralen Motorvektor-Äquivalent (vgl. BENSEL, 1982); die das Perzept konstituierende Summe ("Sigma $\pm$ Phi") entspricht einem geradzahligen Vielfachen von $P_s \cdot f_s$.

Die retinale Phi-Bewegung stellt jedoch nicht die Quelle der Bewegungswahrnehmung oder der glatten Augenfolgebewegung dar (vgl. Diskussion der Theorie einer "high amplification of retinal slip velocity" in BEHRENS und GRÜSSER, 1982); sie etabliert lediglich negative Rückkopplungsschleifen "um die wahrgenommenen ganzzahligen Sigma-Geschwindigkeiten herum", indem dem oculomotorischen System eine retinale Schlupfgeschwindigkeit gemeldet wird, die zur Be- oder Entschleunigung und somit zur Einstellung quasi-stationärer retinaler Muster verwandt werden kann. Für den speziellen Fall, daß k Werte ungeradzahliger Vielfacher von 0.5 annimmt, können sich Multiplikationseffekte für die Musterperiodik oder ein Oszillieren der wahrgenommenen Bewegungsrichtung ergeben (BENSEL, 1982).

Eine Festlegung bezüglich der Natur des o.g. Motorvektor-Äquivalents war allein aus diesen Experimenten nicht zu treffen; einerseits ließe es sich identifizieren mit dem Konzept einer Efferenzkopie (von HOLST und MITTELSTAEDT, 1950) oder eines "corollary discharge" (SPERRY, 1950) und repräsentierte somit durch Abzweigung aus dem motorischen Ausgang einen Sollwert, andererseits schließt es die Möglichkeit eines peripheren, proprioceptiven Ursprungs (Ist-Wert-Monitoring) ein oder läßt das Problem - wie der Ausdruck "extraretinales Signal" (MATIN, 1972) - offen.

II. FRAGESTELLUNG

In den meisten Sigma-Experimenten bis zu Beginn dieser Studie bewegten die Versuchspersonen bei fixiertem Kopf ausschließich ihre Augen; durch diese Untersuchungen auf der Ebene eines einzelnen, separierten Bewegungssystems waren Aussagen über das Verhältnis von Augen- und Blickmotorik sowie über die Interaktion von optomotorischen und vestibulären

Geschwindigkeitssignalen bei Bewegungswahrnehmung und Steuerung von Folgebewegungen nicht möglich. Der erste Abschnitt (B) behandelt die Frage, wie vestibuläre Signale mit der Sigma-Bewegungswahrnehmung und dem Sigma-OKN interagieren:

Insbesondere zwei Aspekte visuell-vestibulärer Interaktion (VVI) riefen das Interesse von Experimentatoren hervor und wurden ausführlich studiert: Zum einen die Mechanismen einfacher, "schneller" VVI, die zu Augenbewegungen beitragen, wenn das Individuum in einer natürlichen Umgebung umherblickt und dabei gleichzeitig Kopf und/oder Körper bewegt; zum anderen Adaptationsprozesse, die bei Manipulation des visuellen Eingangs (z.B. beim Tragen von Umkehrprismen) oder bei Applikation langdauernder vestibulärer Stimuli zu beobachten sind. Aus diesen Langzeitstudien ist es bekannt, daß der vestibulookuläre Reflex (VOR) "plastische" Eigenschaften besitzt (vgl. GONSHOR and MELVILL-JONES, 1973; MILES et al., 1980). Bislang allerdings blieben die Bemühungen vergeblich, die "modifizierbare Synapse" zu lokalisieren (vgl. FUCHS and BECKER, 1981).

"Schnelle VVI" ist jedoch auch weiterhin Gegenstand einer großen Zahl von Arbeiten, und ihre Prinzipien wurden untersucht für Vergenzbewegungen (POST and LEIBOWITZ, 1982), Saccaden (BARNES, 1981) sowie für die Interaktionen OKN/VVI (BUIZZA and SCHMIDT, 1982; ZACHARIAS and YOUNG, 1981) und Folgebewegungen/VVI (ROBINSON, 1981; BOCK, 1982).

Im folgenden werden Experimente beschrieben, mit denen die Prinzipien schneller VVI unter stroboskopischer Beleuchtung, speziell während Sigma-Bewegungswahrnehmung, untersucht wurden:

(1) Sigma-Wahrnehmung und Sigma-OKN wurden mittels eines stroboskopisch beleuchteten vertikalen Streifenmusters in-

duziert, das die innere Wand eines vertikalen Zylinders überzog. Die Versuchsperson saß zentriert in der Zylinderachse und wurde sinusförmig um diese Hochachse gedreht, während das Streifenmuster erdstationär blieb.

(2) Bei stationärer Versuchsperson (VP) wurde der Zylinder mit dem Streifenmuster sinusförmig um die Versuchsperson rotiert. Hierdurch wurde dieselbe Relativbewegung zwischen Versuchsperson und Sigma-Muster wie in Experiment (1) induziert, ohne daß zu dieser Bewegung korrespondierende vestibuläre Signale zur Verfügung standen. Dieses Experiment sollte die Frage klären, ob das visuell-afferente System allein alle Veränderungen des oculomotorischen Ausgangs hervorrufen könnte, gestützt lediglich auf die visuell verfügbaren Informationen über die Relativbewegungen zwischen Versuchsperson und Sigma-Muster.

(3) Der Zylinder wurde mechanisch an den Drehstuhl der Versuchsperson gekoppelt; das gekoppelte System wurde sinusförmig rotiert; hiermit wurde untersucht, inwieweit ein vestibuläres Signal, das nicht zu einer Relativbewegung zwischen Versuchsperson und Sigma-Muster korreliert, die Wahrnehmung von Sigma-Bewegungen und den Sigma-OKN beeinflußt.

(4) Das Sigma-Muster blieb stationär, und die vor dem Streifenmuster sitzende Versuchsperson führte aktiv horizontale Kopfbewegungen während eines Sigma-OKN durch.

Es wurden die Winkelgeschwindigkeiten der langsamen Phasen des Sigma-OKN ermittelt sowie die Berichte der Versuchspersonen über die Wahrnehmungen von Sigma-Bewegung und deren Modifikationen durch zusätzliche vestibuläre oder visuelle Bewegungsinformationen aufgezeichnet. Die Ergebnisse, insbesondere des Versuchsansatzes (3) bezüglich der Suppression eines VOR während Sigma-OKN, führten im Verlauf der Studie zu weiteren Untersuchungen hinsichtlich des Einflusses von Blitzfrequenz, Musterperiodizität und Suppressionsmodus auf die visuell-vestibuläre Interaktion unter stroboskopischer Be-

leuchtung; die experimentellen Details werden jeweils eingangs des entsprechenden Ergebnisabschnitts im Teil B2 beschrieben.

Die Ergebnisse dieser ersten beiden Experimentalreihen wiesen u.a. darauf hin, daß Bewegungswahrnehmung und Steuerung glatter Augenfolgebewegungen sich auf ein Koordinatensystem des extrapersonalen Raumes beziehen. In einem zweiten Abschnitt (C) wurde untersucht, inwieweit das Prinzip "räumlich-selektiver visueller Aufmerksamkeit" als intervenierende Variable das Verhältnis dieser Subsysteme von Perception und Motorik beeinflußt.

III. ALLGEMEINE METHODIK

Die Experimente wurden mit vier erwachsenen VPs durchgeführt (drei Männer, eine Frau; Altersspanne 23-47 Jahre), die mit den Sigma-Phänomenen vertraut waren. Die Versuchspersonen verfügten über ein normales binoculares Sehen und wiesen keine offenkundigen oculomotorischen oder vestibulären Störungen auf.

III.1. Reizdarbietung

Die VP saß in einem akustisch und optisch abgeschirmten Raum aufrecht in einem auf einem Drehtisch montierten Experimentalsitz. Ihr Kopf war durch einen Kinnhalter, einen gepolsterten Ring an der Stirn sowie Abstützplatten am Hinterkopf fixiert (Abb. 2). Dieser "Kopfhalter" war fest an den Stuhl montiert. Der Drehtisch wurde durch einen Toennies-Geschwindigkeitsservomotor rotiert und seine Winkelposition mittels eines opto-elektrischen Goniometers gemessen; die Bewegungsparameter wurden durch ein Mikroprozessorsystem kontrolliert.

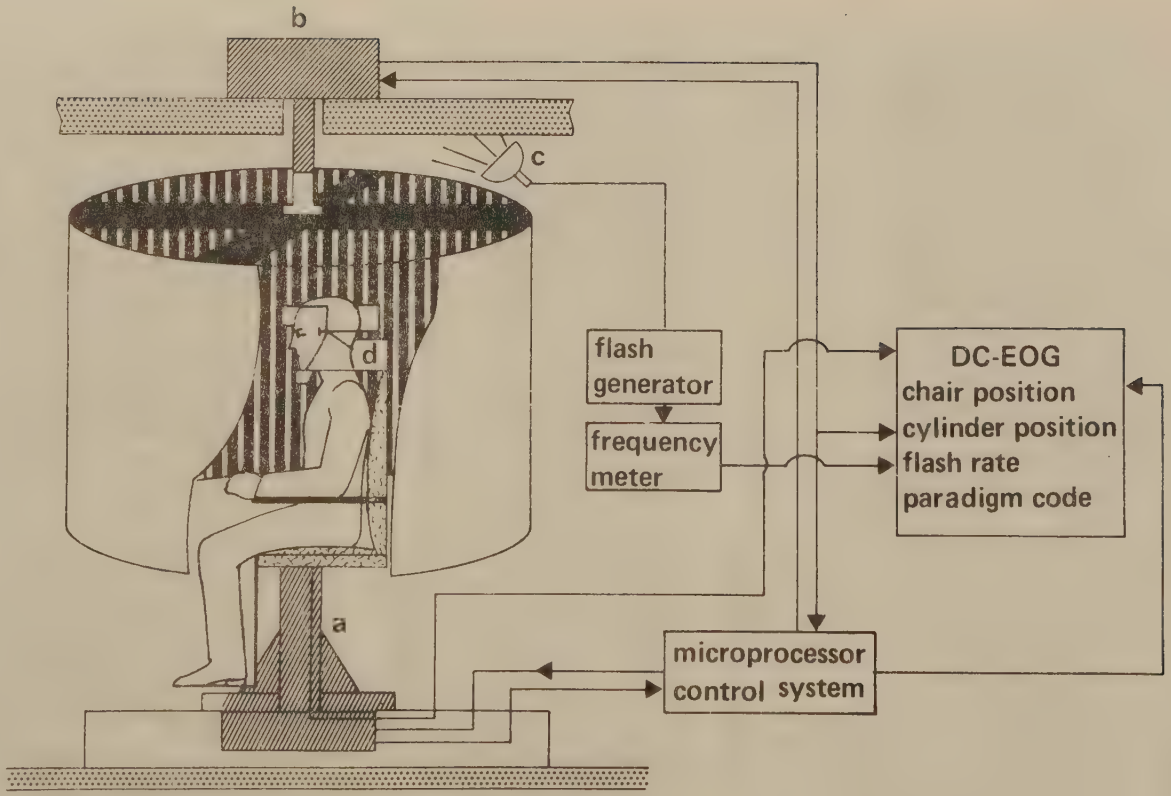


Abb. 2: Schema des experimentellen Aufbaus: Motoren für Drehstuhl (a) und Trommel (b), Stroboskop (c), EOG-Vorverstärker (d) (CURIO and GRÜSSER, 1985).

In Pilotexperimenten wurden als geeignete Parameter einer Sinusrotation insbesondere für den Studienteil über VOR-Suppression (B2) eine Frequenz von 0.1 Hz mit einer Amplitude von ± 40° gefunden: Da Versuchspersonen normalerweise mittels Fixation eines kleinen, relativ zum Kopf unbewegten Zieles einen vestibulären Nystagmus bis zu Spitzenbeschleunigungen von 50 Winkelgrad/Sekunde^2 unter kontinuierlicher Beleuchtung unterdrücken können (DICHGANS et al., 1978), wurde für diese Experimentalserie über visuell-vestibuläre Interaktion unter stroboskopischer Beleuchtung ein sinusförmiger Rotationsreiz mit Spitzenbeschleunigungen deutlich unterhalb dieses Grenzwertes gewählt (bis 16 Winkelgrad/Sekunde^2). Die Rotationsfrequenz war ein Kompromiss zwischen abnehmendem OKN-Verstärkungsfaktor (LAU et al., 1978) über 0.1 Hz und VOR-Habituation (JÄGER und HENN, 1981) sowie Reduktion des VOR-Verstärkungsfaktors (BÜTTNER et al., 1981) unterhalb 0.1 Hz.

Die Versuchsperson war von einem vertikalen Zylinder mit 120 cm Durchmesser und 80 cm Höhe umgeben. Die Vertikalachsen des Zylinders, des Drehtisches mit dem Experimentalsitz sowie des Kopfes der Versuchsperson waren exakt zentriert. Der Zylinder konnte mechanisch fest an den Drehstuhl gekoppelt oder unabhängig durch einen zweiten Motor bewegt werden, der durch ein zweites Mikroprozessorsystem angesteuert wurde (Phi-Bewegungsexperiment). Angeheftet an der inneren Zylinderwand war ein Muster aus vertikalen, schwarzen und weißen Streifen mit einer Periodizität P_s von 1.15, 2.3 oder 3.45 Winkelgrad (schwarz-weiß-Weitenverhältnis 1:1, schwarz-weiß-Kontrast 0.8). Für die Experimente mit Phi-Stimulation wurde ein X-förmiges Muster (schwarze X auf weißem Hintergrund) mit P_s = 63° und einer Balkenbreite von 2.7° verwandt. Die Muster wurden mittels kurzer Lichtblitze aus einem Stroboskop (van GOGH) beleuchtet. Die Halbzeitdauer der Blitze lag bei ungefähr 50 Mikrosekunden; die Intensität der Einzelblitze war unter 120 Blitzen/Sekunde konstant. Bei 20 Blitzen/Sekunde

entsprach die zeitgemittelte Helligkeit für die weißen Teile des Musters näherungsweise 6-12 cd/m^2. Die Blitzfrequenz f_s wurde zwischen 1 und 40 Blitzen/Sekunde variiert. Eine detaillierte Beschreibung der Stimulusbedingungen wird in den jeweiligen Ergebnisabschnitten gegeben.

III.2. Messung der Augenbewegungen

(a) DC-Elektrooculographie (EOG)

In den Experimenten mit Verwendung des Drehstuhl/Trommelsystems wurde zur Registrierung konjugierter, horizontaler Augenbewegungen das auch für klinische Routineuntersuchungen gebräuchliche DC-EOG angewendet. Hierzu wurde nach Hautsäuberung und Entfettung mittels Waschbenzin am jeweils temporalen Orbitarand je eine gesinterte Ag/AgCl-Elektrode über einen Klebering befestigt; zur Reduktion des Übergangswiderstandes wurde in den Hohlraum zwischen Elektrode und Haut eine handelsübliche Elektrodenpaste (Fa. Hellige) injiziert. Über dieses Verfahren wurde unter Ausnutzung des corneo-retinalen Bestandspotentials die horizontale Augenposition mit einer Meßgenauigkeit von ca. 1° registriert. Da einerseits die Gleichspannungsdifferenz zwischen Cornea und der relativ zu ihr elektrisch negativen Retina in Abhängigkeit vom Adaptationszustand der Netzhaut schwankt (TÄUMER, 1975), andererseits auch Fluktuationen des Übergangswiderstandes möglich sind, wurde regelmäßig vor und nach einer Einzelmessung eine Kalibration vorgenommen, bei der die Versuchsperson Markierungen unter einem genau definierten Winkelabstand fixierte. Die Signal-Vorverstärkung erfolgte über einen Zweikanal-Differenzverstärker; drift und offset konnten ferngesteuert vor jeder Messung abgeglichen werden. Nach einer weiteren Verstärkerstufe (20 dB) wurden die Signale über einen Tiefpaßfilter mit einer Grenzfrequenz von 100 Hz gegeben. Die Ausgabe der Signale erfolgte

(i) über ein Oszilloskop (Tektronix 565) zur fortlaufenden, optischen Kontrolle der Registrierung,

(ii) auf Millimeterpapier über einen Mehrkanalschreiber (modifizierter Siemens-Cardirex 62) und

(iii) auf Magnetband (Bell and Howell VR 3200), wobei (ii) und (iii) jeweils auch zur simultanen Registrierung der Signale bezüglich Stuhl-/Trommelposition, Einzelblitzen, momentaner Blitzrate und Ein-Sekunden-Zeitmarken dienten.

(b) Elektromagnetische Induktionsmethode

Die Mehrzahl der Versuche im Experimentalblock C sowie die Versuche mit aktiven Kopfbewegungen (B1) und OKN-Unterdrükkung (B2) wurden mit der durch COLLEWIJN et al. (1975) modifizierten elektromagnetischen Induktionsmethode nach ROBINSON (1963) am Physiologischen Institut der Erasmus Universiteit Rotterdam mit freundlicher Unterstützung durch Dr. H. COLLEWIJN durchgeführt:

Eine in einem Silikonring eingebettete Induktionsspule wurde auf der Sklera eines Auges der Versuchsperson nach Lokalanästhesie durch Adhäsion befestigt, bei Bedarf zur Messung der Kopfposition eine weitere an der Stirn. Der Kopf der Versuchsperson war in einem System zweier senkrecht zueinander stehender Spulen zentriert. Über diese Spulenpaare wurde mittels zweier 90°-phasenverschobener Wechselströme ein Magnetvektor konstanter Amplitude erzeugt, der mit konstanter Winkelgeschwindigkeit rotierte und in der am Auge befestigten Induktionsspule eine Wechselspannung generierte. Deren Phase variierte linear mit der Winkelposition der Augeninduktionsspule relativ zu dem äußeren Spulenpaar, so daß sich über eine phasenbezogene Verstärkung und Gleichrichtung ein Signal für die horizontale und vertikale Augenposition gewinnen ließ. Die Vorteile gegenüber dem EOG liegen in dem mit einer

Winkelminute wesentlich höheren Auflösungsvermögen sowie in der Verzichtbarkeit zahlreicher Kalibrationen, da die Verstärkung über die Zeit konstant blieb. Ferner ist hervorzuheben, daß mit dieser Methode Winkelpositionen im Raum gemessen werden; während das EOG also stets nur die Augenposition im Kopf liefert, kann mit der Induktionsmethode direkt die Blickposition (Auge im Raum) unabhängig von der jeweiligen Kopfstellung gemessen werden. Dieser Umstand wurde insbesondere in den Experimenten über aktive Kopfbewegungen während Sigma-OKN (Experiment (4) in B1) genutzt.

III.3. Datenanalyse

Die initialen Auswertungen wurden von Hand vorgenommen: Es wurde die Augenwinkelgeschwindigkeit jeweils während der langsamen Phase des horizontalen Sigma-OKN als Tangentensteigung in den auf dem Cardirex ausgeschriebenen Augenpositionskurven ermittelt. Diese Ergebnisse dienten zur Validierung der späteren computerisierten Auswertung durch ein speziell entwickeltes Nystagmus-analysierendes Programm (geschrieben von Herrn Ing-grad L. WEISS für den HP-MX21 Digitalcomputer). Die Augenpositionssignale von EOG bzw. Induktionsmessung wurden mit einer Abtastrate zwischen 5 und 20 Hz analog/digital gewandelt. Die Spannungswerte wurden unter Verwendung der wiederholten Eichungen während der Experimente zu Augenpositionswerten umkalibriert. Die momentane Augenwinkelgeschwindigkeit $v_e(t)$ wurde als Verhältnis der Differenz aufeinanderfolgender Augenpositionen zum Zeitintervall der analog/digital-Konversion errechnet. Für die computerisierte Analyse wurden Saccaden mittels eines variablen Grenzgeschwindigkeitskriteriums eliminiert, wobei die Reliabilität dieser Methode durch Vergleich der Computerdaten mit den Papieraufzeichnungen oder über eine direkte Wiedergabe der Messungen auf einem Computerschirm kontrolliert wurde.

B 1 GRUNDZÜGE DER INTERAKTION VON VESTIBULO-OCULÄREM REFLEX UND SIGMA-OPTOKINETISCHEM NYSTAGMUS BEIM MENSCHEN

I. EXPERIMENTELLE ERGEBNISSE

1. Stationärer Streifenzylinder und passive, sinusförmige Rotation der Versuchsperson

Abb. 3A zeigt eine für diesen Versuch charakteristische Messung: für die ersten beiden Rotationszyklen erhielt die VP die Anweisung, einen einzelnen der Streifen des Musters vor ihr zu fixieren; mit dieser Intention kompensierte sie die gesamte passive Drehung, d.h. durch eine zur Körperdrehung gegenläufige Augenbewegung blieb der Blick raumstabil fixiert auf einem bestimmten Streifen des erdstationären Streifenmusters. Der VOR-Verstärkungsfaktor g ("gain" g = Augengeschwindigkeit/Kopfgeschwindigkeit) lag bei vorheriger Testung im Dunkeln bei 0.6; unter einer stroboskopischen Beleuchtung mit 10 Blitzen/Sekunde konnte er somit auf den Wert g = 1 angehoben werden. Untersucht wurde nun, ob diese vollständige Kompensation auch möglich war, wenn die Augen nicht ein raumstabiles Ziel fixierten, sondern der Sigma-Bewegungsillusion folgten. Im positiven Falle müßte die Blickgeschwindigkeit v_g durch alle Phasen der passiven Rotation der Versuchsperson näherungsweise konstant den Betrag der Sigma-Bewegung annehmen, d.h. die Augengeschwindigkeit der langsamen Sigma-OKN-Phasen sollte durch den VOR systematisch mit der Rotation moduliert werden. Die VP unterbrach die Fixation eines einzelnen Streifens, fixierte eine Fingerspitze (Abb. 3A, Einzelpfeil), bewegte diese horizontal von rechts nach links durch das Gesichtsfeld, initiierte dabei (Doppelpfeil) einen Sigma-OKN mit langsamer Phase nach links und nahm dann in dem Moment den Finger aus dem Gesichtsfeld, als die Augen sich glatt nach links bewegten. In den folgenden beiden Rotationszyklen ist ein autonomer Sigma-OKN zu erkennen, dessen lang-

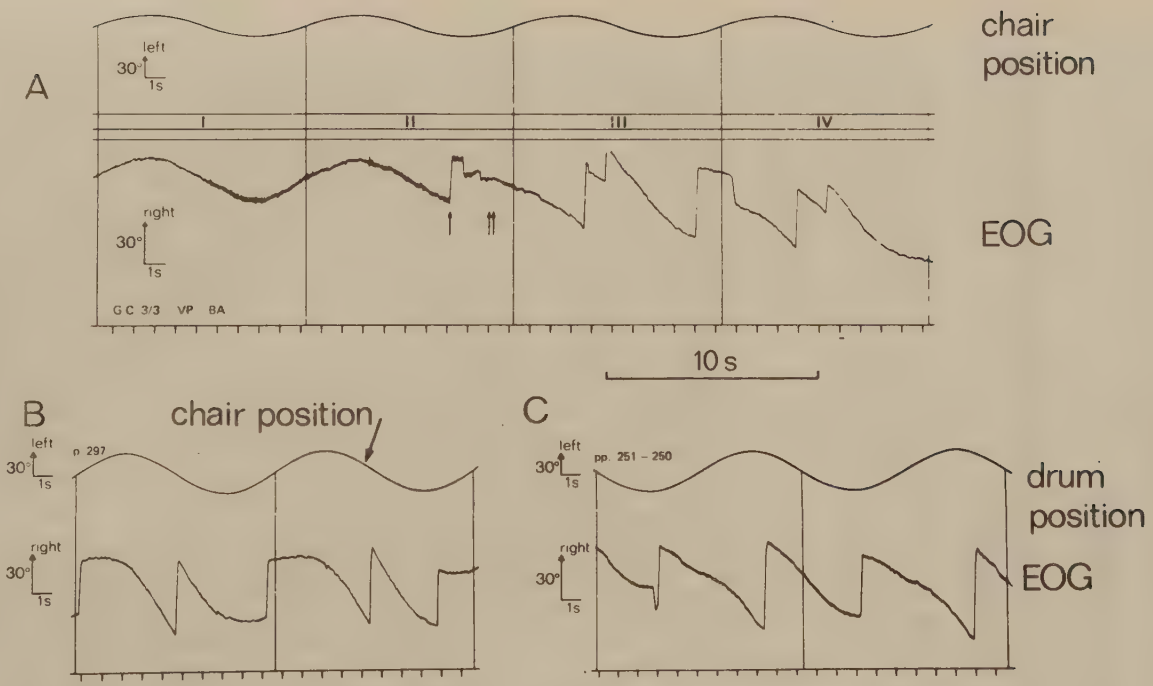


Abb. 3: Modulation horizontaler Augenbewegungen durch Rotation der VP innerhalb eines stationären Streifenzylinders (A und B) oder durch Rotation des Zylinders um die stationäre VP (C). In (A) fixierte die mit 0.1 Hz ± 15 ° sinusförmig rotierende VP entweder einen der stationären Streifen (I, II) oder induzierte einen Sigma-OKN (Pfeile; III, IV). In (B) und (C) lagen die Rotationsparameter von Stuhl- bzw. Trommelrotation bei 0.1 Hz ± 28 °. Streifenperiode P_s = 1.15 °; Blitzfrequenz f_s = 10/s (COLLEWIJN, CURIO and GRÜSSER, 1981).

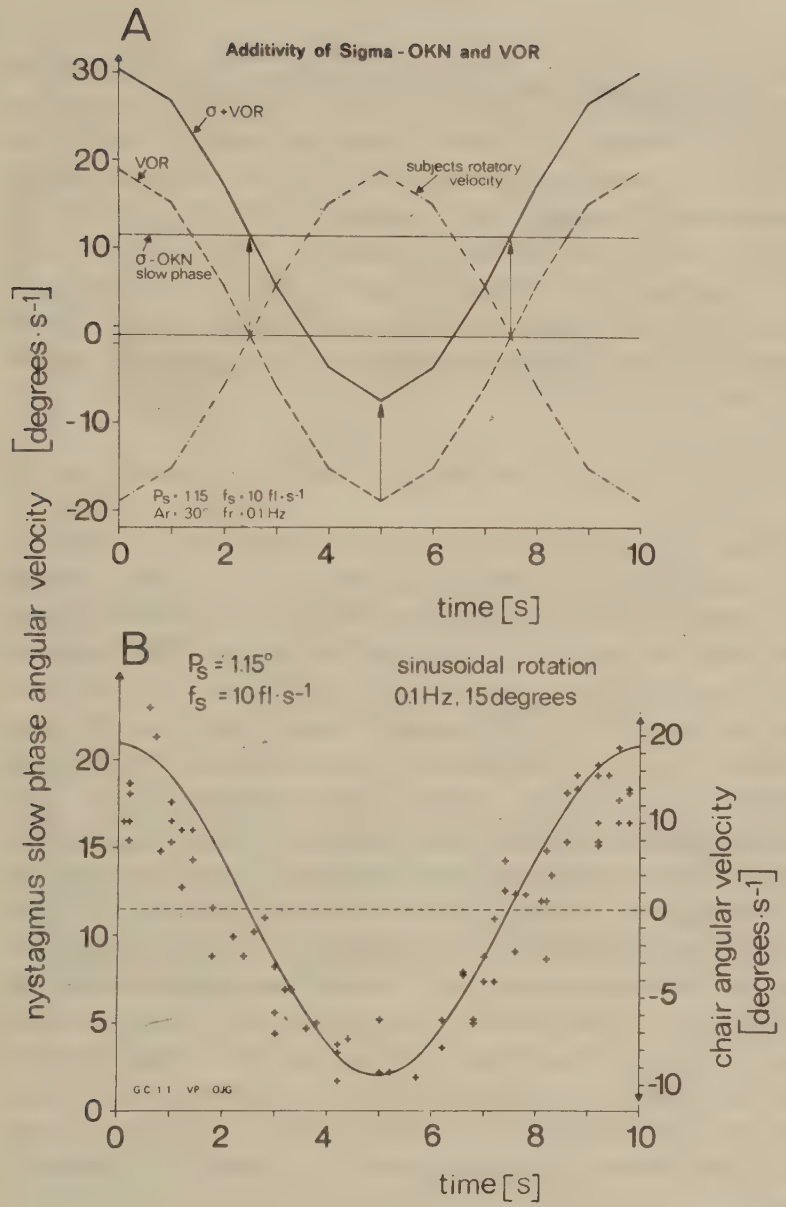


Abb. 4: Additivität von Sigma-OKN und VOR: (A) zeigt schematisch, wie sich durch VOR und Sigma-OKN hervorgerufene Augenbewegungen linear addieren. (B) zeigt die experimentellen Daten für eine VP im Vergleich mit der theoretischen Kurve für eine lineare Addition (COLLEWIJN, CURIO and GRÜSSER, 1981).

same Phase periodisch moduliert ist. Abb. 4B zeigt exemplarisch Daten für eine Rotation mit 0.1 Hz, ± 15°: Anstiege langsamer Phasen, d.h. deren Geschwindigkeit, wurden ohne eine zeitlich-systematische Auswahl aus aufeinanderfolgenden Sinuszyklen entnommen. Die Datenpunkte verteilen sich um eine theoretische Kurve (Cosinus + Konstante) und weisen somit hin auf eine additiv-lineare Überlagerung einer konstanten Sigma-Komponente mit einer cosinusförmigen Geschwindigkeitskomponente, die eine korrekte Kompensation der Rotation gewährleistet:

$$\bar{v}_e = k \cdot P_s \cdot f_s + A \cdot \cos(\omega \cdot t) \text{ (Winkelgrad/Sekunde)} \quad \text{(Gl. 2)}$$

In dieser Gleichung bedeuten A die Amplitude der sinusförmigen Stuhlrotation, ω deren Kreisfrequenz und $\bar{v}_e$ die mittlere Augengeschwindigkeit während der langsamen Phase des Sigma-OKN. Abb. 4A zeigt ein idealisiertes Beispiel dieser Beziehung. Daß die Daten etwas unterhalb des erwarteten Bereiches fallen (Abb. 4B), ist vermutlich auf die Instruktionen während dieser Pilotexperimente zurückzuführen: Die VP war lediglich aufgefordert, ihren Sigma-Status während der Rotation aufrechtzuerhalten, ohne daß eine explizite Anweisung bezüglich einer exakten Fixation gegeben wurde. Es wurde daher wahrscheinlich ein OKN im Sinne von ter BRAAKS (1936) 'Stier-OKN' durchgeführt. In den folgenden Studienteilen wurden die VPs aufgefordert, der illusionären Bewegung eines bestimmten Streifens so exakt wie möglich zu folgen und somit eine Art von 'Sigma-Schau-OKN' durchzuführen; unter dieser Bedingung war Gl. (2) exakt erfüllt. Experimentelle Daten, die eine solche Möglichkeit einer bewußten Wahl zwischen beiden Sigma-OKN-Modi belegen, werden im Abschnitt C beschrieben.

Abb. 5 zeigt die Zusammenfassung der quantitativen Ergebnisse dieses experimentellen Ansatzes: Exemplarisch sind Daten von

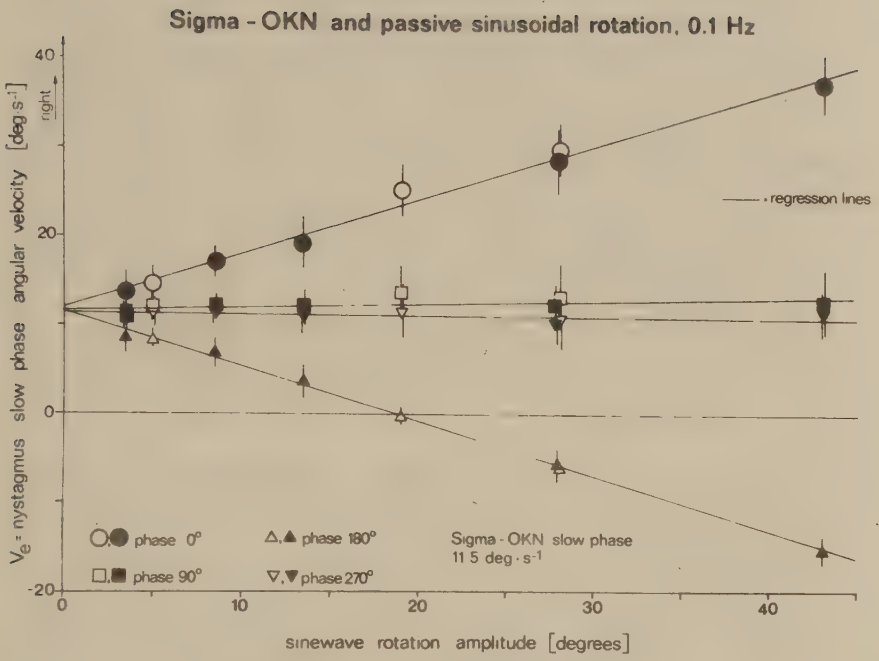


Abb. 5: Beziehung zwischen Geschwindigkeit der langsamen Sigma-OKN-Phase und der Amplitude einer sinusförmigen Rotation der VP (0.1 Hz) an 4 Phasen des Rotationszyklus. Die Datenpunkte repräsentieren das algebraische Mittel (± 2 Standardabweichungen) für 2 VP (offene/gefüllte Symbole). Bei der Phase 0 ° hatten die langsame Sigma-OKN-Phase und das Maximum der VOR-bedingten Augenbewegung dieselbe Richtung (COLLEWIJN, CURIO and GRÜSSER, 1981).

2 Versuchspersonen mit entgegengesetzter Richtung der langsamen Sigma-OKN-Phase wiedergegeben; für die Daten der nach links gerichteten langsamen Phasen (ausgefüllte Symbole) wurden die Vorzeichen umgekehrt und die Phasen korrigiert, so daß ein direkter Vergleich für links und rechts gerichtete Sigma-Bewegung möglich ist. Da kein systematischer Unterschied in Abhängigkeit von der Richtung des horizontalen Sigma-OKN gefunden wurde, wurden im folgenden beide Datensätze zusammengenommen analysiert. Für jede Amplitude der 0.1 Hz Sinusbewegung der VP wurden die Geschwindigkeiten der langsamen Phase des OKN zu 4 Zeitpunkten des Rotationszyklus gemessen (0°-90°-180°-270°). Bei einem Phasenwinkel von 0° hatten die Sigma-Komponente (hier $\bar{v}_e$ = 1.15°·10 Blitze/Sekunde = 11.5°/Sekunde) und die maximale, kompensatorische Augenbewegung des VOR dieselbe Richtung. Wie für den Fall einer linearen Summation von Sigma-OKN und VOR (Gl. 2) erwartet, war $\bar{v}_e$ eine lineare Funktion der Rotationsamplitude. Die Phasenwinkel 90° und 270° entsprachen den Wendepunkten der Rotation, in denen die VP momentan in Ruhe befindlich war; da keine zu kompensierende Relativbewegung zwischen VP und Muster auftrat, sollte $\bar{v}_e$ bei diesen Phasenwinkeln unabhängig von der Rotationsamplitude sein; in der Tat sind die Anstiege der Regressionsgeraden für diese Phasenwinkel nahe 0. Alle Ordinatenabschnitte (d.h. bei Rotationsamplitude 0; VP in Ruhe) sollten, da keine Modulation stattfand, auf dem Wert der Sigma-Scheinbewegung zusammenfallen: Der Schnittpunkt der Regressionsgeraden befindet sich nahe bei diesem Wert von 11.5°/Sekunde. - Die experimentellen Daten (durchgezeichnete Regressionsgeraden, Abb. 5) sind somit nahezu identisch mit den theoretischen Kurven für eine lineare Addition.

Wenn Streifenmuster und VP stationär sind, ist die wahrgenommene Geschwindigkeit der Sigma-Bewegung linear mit $\bar{v}_e$ korreliert (BEHRENS und GRÜSSER, 1979). Im jetzigen Versuchsansatz wich die wahrgenommene Geschwindigkeit der Sigma-Bewegung si-

gnifikant von der tatsächlichen Augengeschwindigkeit ab: unabhängig von der VOR-bedingten Augengeschwindigkeitsmodulation sahen alle VPs die Sigma-Bewegung in konstanter Richtung mit konstanter Geschwindigkeit im extrapersonalen Raum weiterlaufen. Entsprechend der sinusförmigen Rotation fühlten sie sich selbst z.T. gegenläufig zur oder langsam in Richtung der Sigma-Bewegung, z.T. für einige Rotationsamplituden sogar schneller als die Sigma-Bewegung im Raum bewegt. Für diesen letzten Fall berichteten alle Versuchspersonen spontan, daß die Sigma-Bewegung im Raum "hinter ihrer eigenen zurückbliebe"; keine gab eine Änderung der Richtung der Sigma-Bewegung an, sei es auch nur relativ zu ihr, der Versuchsperson, selbst.

Auf der perceptuellen Ebene scheint daher die Sigma-Bewegungsinformation in Bezug auf erdstationäre Koordinaten des extrapersonalen Raumes repräsentiert zu sein. Wenn die VPs angaben, daß sie sich in dieselbe Richtung wie die Sigma-Bewegung und schneller als diese bewegt fühlten, waren ihre langsamen Augenbewegungen (relativ zu Kopfkoordinaten) sogar gegenläufig zur wahrgenommenen Sigma-Bewegung.

2. Stationäre Versuchsperson und Sinusrotation des Streifenzylinders

Bei sinusförmiger Rotation des Streifenzylinders um eine stationäre VP standen die gleichen visuellen Bewegungsinformationen (Streifenmuster relativ zur Versuchsperson) wie in Experiment (1) zur Verfügung. Auch diese Phi-Bewegungssignale allein modifizierten die Geschwindigkeit der langsamen Sigma-OKN-Phasen (Abb. 6). Diese Modifikation war jedoch unsystematischer und wesentlich geringer als im Versuchsansatz (1) (vgl. in Abb. 3 die Ergebnisse mit (B) und ohne (C) vestibuläre Stimulation). Offensichtlich liegt keine einfache Summation von Sigma-OKN und sinusförmiger Musterrotation vor;

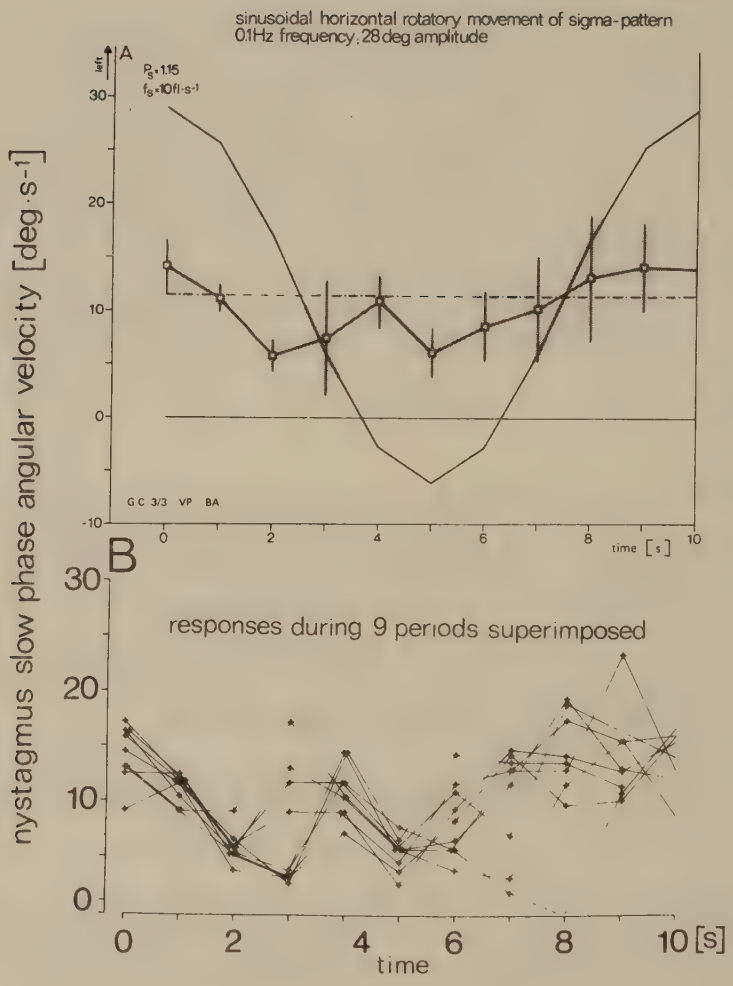


Abb. 6: Modifikation eines horizontalen Sigma-OKN durch Phi-Signale bei Plazierung der stationären VP innerhalb eines sinusförmig rotierenden Streifenzylinders (0.1 Hz ± 28 °). (A): Algebraische Mittel (± Standardabweichung) der Augengeschwindigkeiten gemessen in 1-Sekunden-Abständen während der 9 Rotationsperioden (Einzelwerte in (B)); die Cosinus-Kurve entspräche einer algebraischen Summation von Sigma- und Phi-Effekten. Blitzfrequenz f_s = 10/s (COLLEWIJN, CURIO and GRÜSSER, 1981).

die Diskrepanz von theoretischer Kompensation und experimentellen Daten ist für den Geschwindigkeitsbereich (Abb. 6) besonders auffällig. Unter denselben "Sigma-Bedingungen" (P_s, f_s) wie in Abb. 3B war das oculomotorische System nicht in der Lage, die Beschleunigungen des Musters nachzuvollziehen und "verlor" daher eine variable Anzahl von Streifenperioden, die während eines Blitzintervalles unter dem Blickzentrum der Versuchsperson hinwegzogen. Diese Abweichung von einer einfachen algebraischen Summation von Sigma- und Phi-Effekten (dies entspräche der Cosinus-Kurve in Abb. 6A) verschwand dementsprechend bei höheren Blitzfrequenzen (vgl. die systematischen Studien zur Additivität von Sigma- und Phi-Effekten bei BENSEL, 1982). Im jetzigen Zusammenhang relevant war der Nachweis der Unfähigkeit des oculomotorischen Systems, den Phi-Signalen ohne den VOR ausreichend zu folgen. Korrespondierend zu den Fluktuationen der Augengeschwindigkeiten nahmen die Versuchspersonen zwar eine Sigma-Bewegung in Richtung der langsamen Phase des Sigma-OKN wahr, berichteten jedoch über ein deutliches, irreguläres Schwanken der wahrgenommenen Mustergeschwindigkeit. Es ist somit in erster Linie die Aktivität des vestibulo-oculären Reflexes, die die Augengeschwindigkeit während passiver Rotation der Versuchspersonen vor einem raumstationären Muster moduliert.

3. Gekoppelte Sinus-Rotation von Versuchsperson und Streifenmuster

Wenn die VP das an den mit 0.1 Hz $\pm$ 40 ° sinusförmig rotierenden Stuhl gekoppelte Streifenmuster unter stroboskopischer Beleuchtung fixierte, "unterdrückte" sie den VOR (v_e = 0) und nahm den Streifenzylinder als mit ihr hin- und zurückrotierend wahr. Initiierte sie dann einen horizontalen Sigma-OKN, lag die Geschwindigkeit seiner langsamen Phasen näherungsweise bei dem durch Gleichung (1) vorhersagbaren Wert und

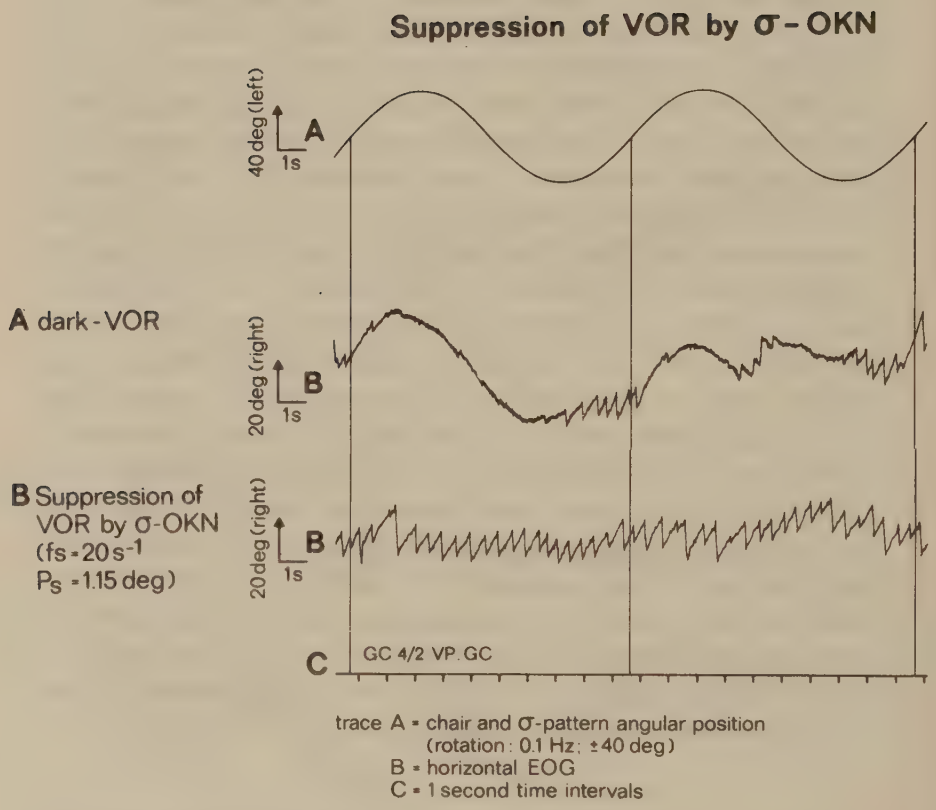


Abb. 7: Suppression des VOR durch Sigma-OKN (B) im Vergleich mit einem VOR im Dunkeln (A). Stuhlrotation: 0.1 Hz ± 40 °. Oberste Spur: Winkelposition von Drehstuhl und Sigma-Muster; mittlere und unterste Spur horizontale Augenposition (EOG). Zeitmarken im 1-Sekunden-Abstand (COLLEWIJN, CURIO and GRÜSSER, 1981).

zeigte keine augenfällige rotationsabhängige Modulation, wenn f_s > 10 Blitze/s war (Abb. 7B). Der VOR war somit nicht nur während Fixation, sondern auch während Sigma-OKN nahezu vollständig "unterdrückt"; eine nähere quantitative Analyse der Einflüsse von Blitzfrequenz, Musterperiodizität und Suppressionsmodus auf die VOR-Suppression findet sich in Teil B2.

Daß tatsächlich eine VOR-bedingte Modulation der Augengeschwindigkeit "unterdrückt" werden mußte, wurde durch Testung des VOR in Dunkelheit mit denselben Rotationsparametern demonstriert (Abb. 7A); der VOR-Verstärkungsfaktor lag bei 0.7. In diesem Experiment wurde also eine beträchtliche VOR-Aktivität während des Sigma-OKN unterdrückt. Diese Feststellung gilt für einen Blitzfrequenzbereich über 10 Blitzen/s.

Während die langsame Phase des Sigma-OKN also nahezu keine Modulation durch den VOR zeigte, berichteten die VPs, daß sich die Sigma-Bewegung des Streifenmusters im Raum parallel zu ihrer eigenen passiven Bewegung änderte. Es ist daher anzunehmen, daß sowohl für die Wahrnehmung der Streifenbewegung wie auch für die Blickgeschwindigkeit (Augengeschwindigkeit relativ zu Koordinaten des extrapersonalen Raumes) eine Modulation durch die Rotationsbewegung analog zu Gl. (2) vorlag, während Gl. (1) die Konstanz der Winkelgeschwindigkeit des Auges im Kopf beschreibt.

4. Aktive Kopfbewegungen während Sigma-OKN

Abb. 8 zeigt exemplarisch Messungen mittels der elektromagnetischen Induktionsmethode von Blick- und Kopfpositionen im Raum während Sigma-OKN. Wenn die VP ihren Kopf stationär hielt, und die Blickbewegung somit ausschließlich durch Augenbewegungen bestimmt war, war Gl. (1) gültig. Bewegte jedoch die VP ihren Kopf in der horizontalen Ebene von links

Constancy of σ-GN (Gaze Nystagmus) during Active Head Movements

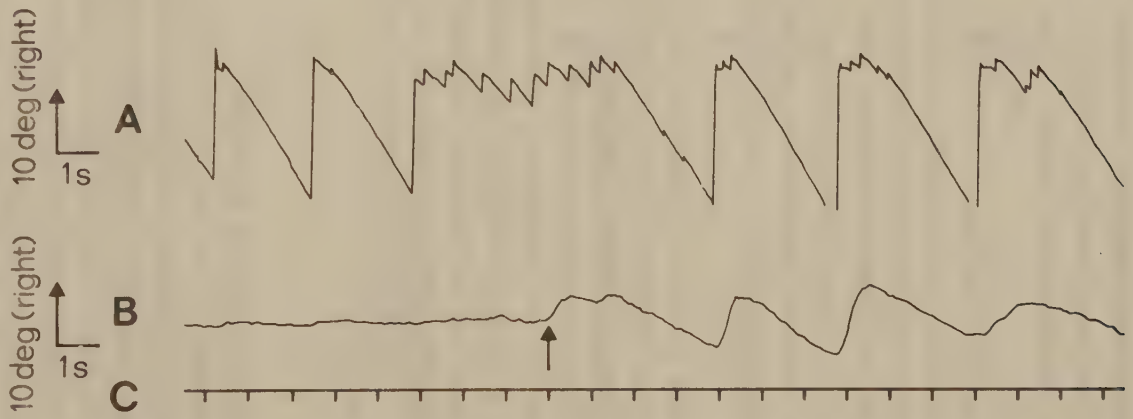


Abb. 8: Fortführung eines Sigma-Blicknystagmus während freier Kopfbewegungen unabhängig davon, ob der Kopf stationär gehalten (vor dem Pfeil) oder aktiv bewegt wurde (nach dem Pfeil). Spur (A): Horizontale Blickposition (elektromagnetische Induktionsmethode); Spur (B): Horizontale Kopfposition. 1-Sekunden-Zeitmarken (C) (COLLEWIJN, CURIO and GRÜSSER, 1981).

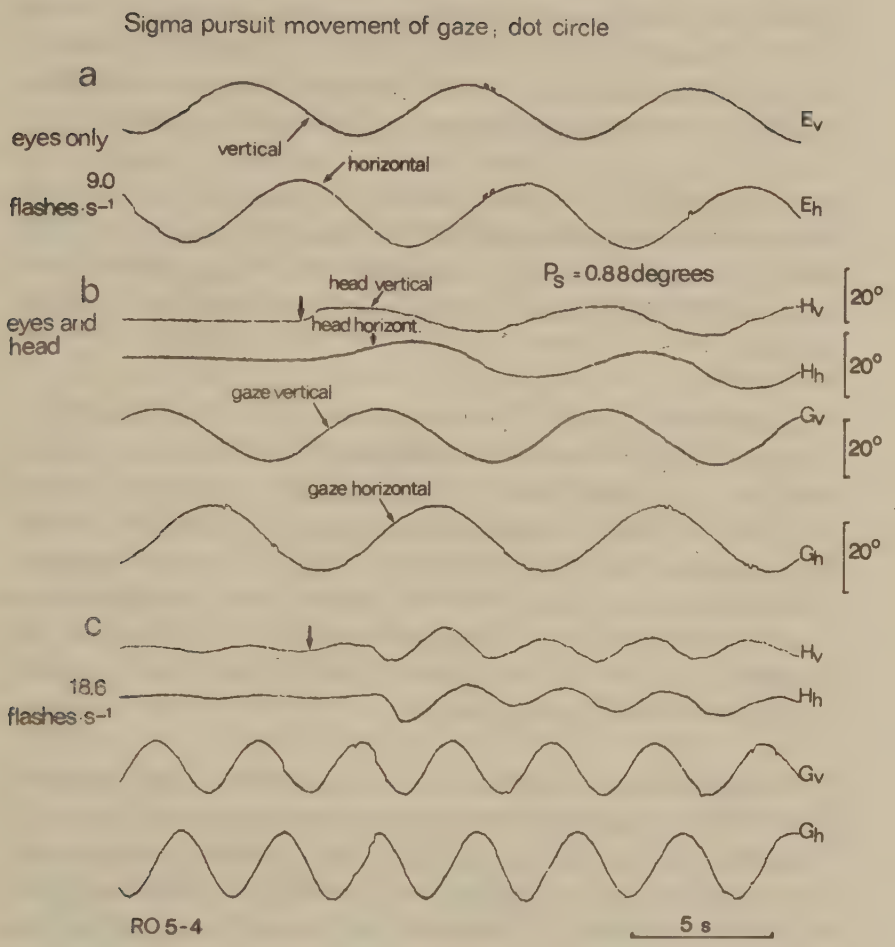


Abb. 9: Sigma-Folgebewegungen bei stroboskopischer Beleuchtung eines stationären Punktkreises (Durchmesser 23°, 71 Punkte): (a) Kopf fixiert, kreisförmige Bewegungen der Augen; 9 Blitze/s. (b) Augen- und Kopfbewegungen; 9 Blitze/s. (c) Augen- und Kopfbewegungen; 18.6 Blitze/s. Messung von Blick- und Kopfposition durch die elektromagnetische Induktionsmethode (eine Spule auf der Sklera, die andere auf der Stirn)(ADLER, COLLEWIJN, CURIO, GRÜSSER et al., 1981).

nach rechts und zurück (Pfeil) und ersetzte somit einen Teil ihrer Augenbewegung durch aktive Kopfbewegungen, so war Gl. (1) dann weiterhin gültig, wenn $\bar{v}_e$ durch die mittlere Blickgeschwindigkeit $\bar{v}_g$ ersetzt wurde. Da man mit der Induktionsmethode die Blickposition im Raum mißt, war keine Änderung der Augenwinkelgeschwindigkeit langsamer Sigma-OKN-Phasen beim Wechsel von Kopfruhe zu Kopfbewegung sichtbar. Die VP nahm die Sigma-Bewegung als in Geschwindigkeit und Richtung unverändert im extrapersonalen Raum fortlaufend wahr, wenn aktive Kopfbewegungen während Sigma-OKN durchgeführt wurden.

Messungen mit einem Sigma-Muster von auf einer Kreislinie äquidistant plazierten Punkten (vgl. Abb. 26D in Teil C) zeigten, daß nicht nur bei horizontalem Sigma-OKN, sondern auch bei circulären Sigma-Folgebewegungen sowohl die Blickfolgebewegung wie auch die Wahrnehmung von Sigma-Bewegungen unabhängig davon waren, ob der Kopf fixiert gehalten wurde und das oculomotorische System allein die Blickbewegung bestimmte, oder ob das Blickzentrum durch Kopf- und Augenbewegungen verschoben wurde (Abb. 9).

Als Erweiterung hierzu konnte gezeigt werden (vgl. ADLER et al., 1981), daß auch Ganzkörperbewegungen geeignet sind, Sigma-Bewegungen zu unterhalten: Die innere Wand eines Zylinders von 280 cm Durchmesser und 240 cm Höhe wurde mit einem Muster aus vertikalen schwarzen und weißen Streifen (Periode 3.7 cm) überzogen. Im Abstand von 100 Perioden wurden zwei schwarze Streifen in Augenhöhe durch weiße Markierungen gekennzeichnet. Die VP initiierte die Wahrnehmung von Sigma-Bewegung und einen Sigma-OKN durch das Verfolgen eines Fingers, den sie mit geeigneter Geschwindigkeit bewegte. Hiernach begann sie die Wand des Zylinders mit einer Geschwindigkeit entlangzugehen, bei der die Körpergeschwindigkeit näherungsweise der Geschwindigkeit der Sigma-Bewegung entsprach.

Die VP wurde aufgefordert, eine Stoppuhr zu betätigen, sobald das Blickzentrum sich über die erste und die zweite weiße Markierung bewegte. Die mittlere Geschwindigkeit der Körperbewegung ($\bar{v}_b$) hing analog zu Gl. (1) wie $\bar{v}_e$ sowohl von der Blitzfrequenz f_s als auch vom induzierten Sigma-Mode k ab.

Mittels der elektromagnetischen Induktionsmethode wurde eine quantitative Analyse der Abhängigkeit des Sigma-OKN-Verstärkungsfaktors k von der Kopf-Bewegungsfrequenz möglich. Hierzu wurde neben einer Augenspule eine zweite Spule auf der Stirn der VP zur simultanen Registrierung der Winkelposition des Kopfes im Raum fixiert. Die VP induzierte einen horizontalen Sigma-OKN (Streifenperiode P_s = 0.75°; f_s = 40 Blitze/s) und führte gleichzeitig aktiv näherungsweise sinusförmige Kopfbewegungen zwischen zwei zur Amplitudenbegrenzung seitlich des Kopfes befestigten, gepolsterten Anschlagpunkten synchron zu einem Metronom mit variabler Schlagfrequenz durch. Abb. 10A zeigt als Beispiel Original-Messungen von Blick- und Kopfposition, Abb. 10B das Frequenzspektrum der Kopfbewegung mit einem scharfen Maximum entsprechend der Metronom-Frequenz; offensichtlich konnte die VP also unter Beibehaltung eines kontinuierlichen Sigma-OKNs zusätzlich synchron zu einer akustischen Triggerung eine sinusförmige, gut frequenzstabile, horizontale Kopfoscillation durchführen. Eine Analyse der Blickgeschwindigkeit in Abhängigkeit von dieser jeweiligen Hauptfrequenz der Kopfbewegung zeigt (Abb. 11), daß mit steigender Frequenz der mittlere Sigma-OKN-Verstärkungsfaktor von ca. 0.9 auf 0.7 bei gleichzeitiger Zunahme der Standardabweichung fiel. Es war also die Fortführung eines Sigma-OKN bis zu einer allerdings nur kurzfristig erreichbaren Kopfoscillationsfrequenz von ca. 4 Hz möglich.

Sigma-Phänomene sind auch zu erhalten, wenn anstelle eines retinal periodischen Musters ein Julesz-Stereomuster aus vertikalen Streifen mittels separater, "dichoptischer" Stimula-

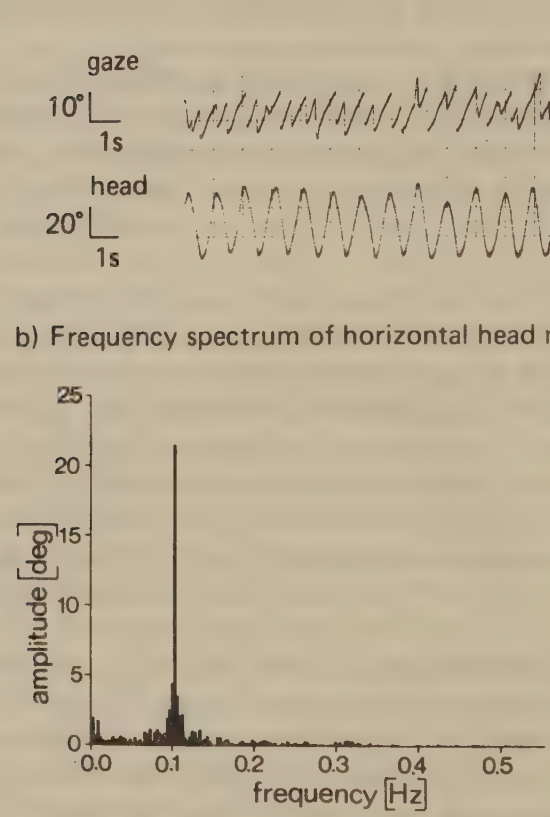


Abb. 10: Sigma-OKN während aktiver sinusförmiger Kopfbewegungen. (a) Spur 1: Horizontale Blickposition (gemessen mit der elektromagnetischen Induktionsmethode) während eines Sigma-OKN mit langsamer Phase nach rechts; Blitzfrequenz 40 Blitze/s. Spur 2: Horizontale Kopfposition, näherungsweise sinusförmige Kopfbewegungen synchronisiert auf eine Metronomfrequenz von 60/Minute. (b) Frequenzspektrum der Kopfbewegung: Scharfes Maximum bei der Synchronisationsfrequenz von 1.0 Hz.

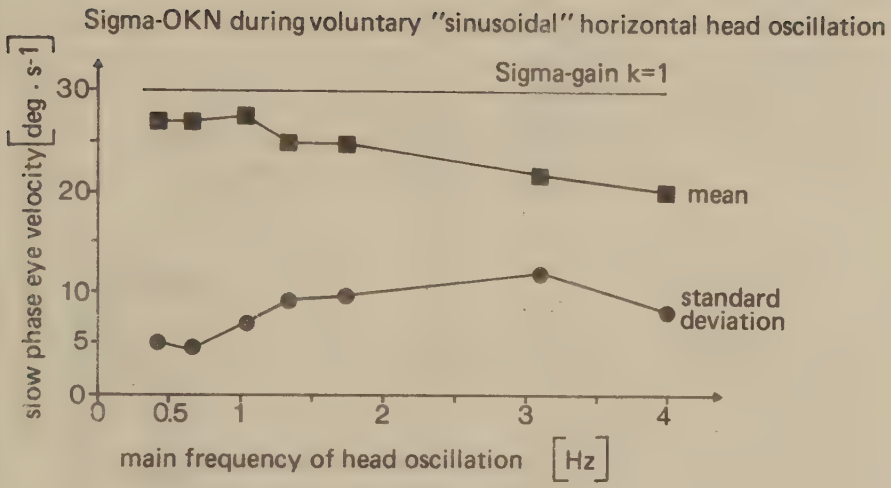


Abb. 11: Abhängigkeit der mittleren Blickwinkelgeschwindigkeit langsamer Sigma-OKN-Phasen von der Hauptfrequenz einer aktiven Kopfbewegung; die Horizontale bei 30°/s entspricht einem Sigma-OKN-Verstärkungsfaktor von 1. Selbst bei Kopfoszillationsfrequenzen bis 4 Hz kann ein Sigma-OKN mit nur geringem Abfall des Verstärkungsfaktors aufrechterhalten werden.

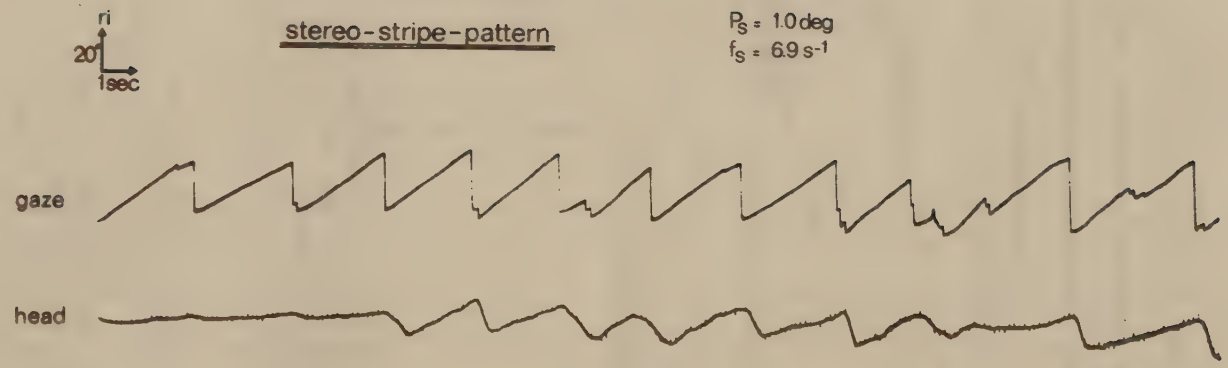


Abb. 12: Sigma-OKN mit aktiven Kopfbewegungen durchgeführt mittels eines nur stereoskopisch als periodisch wahrnehmbaren Streifenmusters (Julesz-pattern). Räumliche Stereostreifenfrequenz P_S = 1.0°; Blitzfrequenz f_S = 6.9/s. Obere Spur: Horizontale Blickposition (gemessen mit der elektromagnetischen Induktionsmethode); untere Spur: Horizontale Kopfposition (Induktionsmethode).

tion dargeboten wird, dessen Periodizität erst auf der zyklopischen Retina entsteht; die neuronalen Mechanismen der für das Sigma-Prinzip zu fordernden Interaktion zwischen efferent-visuomotorischen und afferent-visuellen Signalen sind daher zumindest teilweise auf oder über der Ebene binocularer Fusion und Stereopsis anzunehmen (vgl. ADLER und GRÜSSER, 1981). Orientierende Messungen zeigen (Abb. 12), daß auch für einen stereoskopisch induzierten Sigma-OKN aktive Kopfbewegungen ohne Änderungen der Blickgeschwindigkeit oder der "zyklopischen" Sigma-Bewegungswahrnehmung möglich sind.

II. DISKUSSION

Die Sigma-Illusion konnte bislang in den Experimenten mit fixiertem Kopf durch ein Minimalmodell hinreichend erklärt werden, in welchem ein Äquivalent des Augenmotorvektors (Efferenzkopie oder proprioceptives Feed-back) und ein retinales Geschwindigkeitssignal (bei Sigma retinal quasi-stabilisierte visuelle Stimuli) summiert werden (1 in Abb. 13A). Experimentell wurde nun gezeigt, daß die tatsächliche Augengeschwindigkeit von der Sigma-Bewegungswahrnehmung differieren kann:

(1) Bei passiver Sinusrotation der VPs vor stationärem Streifenmuster konnte der konstanten Sigma-Augengeschwindigkeit eine sinusförmige vestibuläre Komponente überlagert werden (Exp. (1)); trotz dieser "vestibulären" Modulation der Augengeschwindigkeit wurden Geschwindigkeit und Richtung der Sigma-Bewegung als konstant im extrapersonalen Raum wahrgenommen. Diese Wahrnehmung entsprach der konstanten Geschwindigkeit des Blickzentrums relativ zum extrapersonalen Raum. Die visuell wahrnehmbare Relativbewegung zwischen VP und Sigma-Muster ist i.Ü. nicht ausreichend (vgl. Exp. (2)), die in Exp. (1) beobachtete Modulation der Augengeschwindigkeit zu erklären. - Somit wurde während durch den VOR sinusförmig

modulierter Augengeschwindigkeit, d.h. hier während annähernd konstanter Blickgeschwindigkeit, eine unmodulierte Sigma-Bewegung des Musters im Raum wahrgenommen.

(2) Eine andere Dissoziation zwischen wahrgenommener Sigma-Bewegung und Augengeschwindigkeit konnte bei Kopplung des Streifenmusters an den rotierenden Stuhl erhalten werden (Exp. (3)): Für Blitzfrequenzen über 10 Blitze/s war eine nahezu konstante Augengeschwindigkeit in Bezug auf Kopfkoordinaten zu beobachten; gleichzeitig jedoch nahmen die VPs eine sinusförmig variierende Sigma-Bewegung der Streifen in Bezug auf Raumkoordinaten wahr. Diese Sinusmodulation der Sigma-Bewegung entsprach dabei der gleichfalls sinusförmig variierenden Blickgeschwindigkeit im Raum. Bei Kopplung von Sigma-Muster und Drehstuhl war im Unterschied zu Exp. (1) auch eine Dissoziation zwischen vestibulärer Eigenbewegungswahrnehmung und VOR-induzierter Augengeschwindigkeitsmodulation möglich: der vestibuläre Einfluß auf die tatsächliche Augengeschwindigkeit konnte antagonisiert oder "unterdrückt" werden (f_s > 10 Blitze/s), so daß bei nahezu konstanter Augengeschwindigkeit im Kopf sinusförmige Modulationen von sowohl (a) Sigma-Bewegungswahrnehmung im Raum und (b) Blickgeschwindigkeit als auch (c) vestibulär induzierter Eigenbewegungswahrnehmung der VP vorlagen.

Diese Beobachtungen erfordern eine Erweiterung des bisherigen Modells. Wenn die Efferenzkopie aus einem - die Modulation durch den VOR beinhaltenden - oculomotorischen Signalfluß abgezweigt würde (1 in Abb. 13A), wäre in einem zweiten Schritt eine Rekonstruktion der Blickgeschwindigkeit aus diesem oculomotorischen Signal durch Addition der Kopfgeschwindigkeit im Raum notwendig (2 in Abb. 13A).

Eine einfachere Lösung ist möglich, wenn die Efferenzkopiesignale die auf Raumkoordinaten bezogene Blickbewegungrepräs-

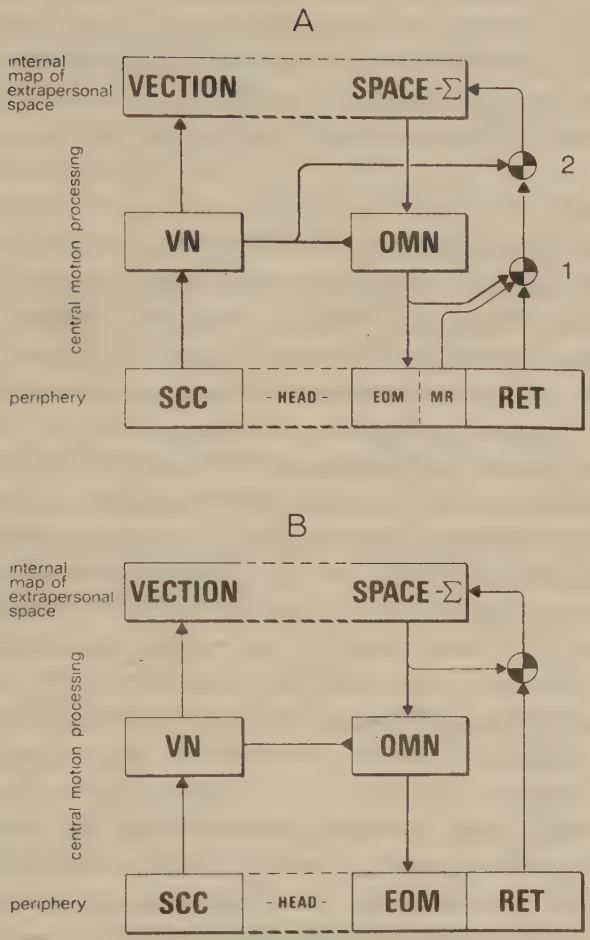


Abb. 13: Modelle zur Interaktion zwischen Sigma-OKN und VOR: Modell (A) beinhaltet einen 2-Stufen-Prozess unter Verwendung einer Efferenzkopie der Augenbewegung (1) zuzüglich eines vestibulären Signals (2) zur Rekonstruktion der Blickbewegung. In Modell (B) wird die Efferenzkopie eines Blickkommandos als direkt verfügbar angenommen. SCC: Bogengangsapparat; VN: Vestibuläre Kerne; EOM: Augenmuskeln; OMN: Oculomotorische Kerne; MR: Mechanoreceptoren der Augenmuskeln und/oder innerhalb der Orbita; RET: Retina; umgekehrte Pfeilspitze: Eingang mit Vorzeichen-Umkehr (COLLEWIJN, CURIO and GRÜSSER, 1981).

sentieren und nicht die Oculomotorik (Abb. 13B). Die VOR-Signale, die allein der Blickstabilisierung im Raum dienen, sind dann nicht direkt in die Efferenzkopiesignale eingeschlossen, da sie in den motorischen Signalfluß erst unterhalb des Abzweigpunktes der Efferenzkopie eingespeist werden.

Es ist somit der "kybernetische Vorrang" eines auf den extrapersonalen Raum bezogenen Koordinatenssystems realisiert; in Bezug auf diesen extrapersonalen Raum werden die willkürlichen blickmotorischen Kommandos formuliert, während die vestibuläre Reflexaktivität passiv oder aktiv überlagerte Kopfbewegungen für die kopfbezogene Oculomotorik ausgleicht.

Während der passiven Rotation der VPs vor stationären Streifenmustern (Exp. (1)) lag also kontinuierlich ein konstantes Blickbewegungssignal vor, das (I) in das oculomotorische System eingegeben wurde, das (II) wahrnehmungsmäßig kontrolliert wurde, das (III) über eine Art Efferenzkopie das Fortlaufen der visuomotorischen Illusion ohne wahrnehmungsmäßige Änderung möglich machte und das schließlich (IV) erst kurz vor dem motorischen Ausgang durch vestibuläre Reflexaktivität moduliert wurde. - Ein dem Motorvektor äquivalentes Signal, das zur Aufrechterhaltung der visuomotorischen Illusion gefordert werden muß, ist bei Abzweigung vor der oculomotorischen Endstrecke stets ein dem Blickvektor äquivalentes Signal, da die VOR-Aktivität, die das motorische Signal Kopf-, und somit nicht länger Raum-bezogen macht, erst nach dem Abzweig eingeführt wird. Nur für eine einfache, "rein oculomotorische" Versuchsbedingung (Augenbewegungen bei fixiertem Kopf) ohne Einbeziehung von Kopfbewegungen als zweitem System für Verschiebungen der Retina im Raum liefe die Kopie eines Blickbewegungssignals möglichen oculomotorischen Kontrollsignalen (Efferenzkopie und/oder proprioceptivem Monitoring) parallel, sowohl in Betrag als auch Richtung.

Die VOR-"Unterdrückung" während Sigma-OKN (Exp. (3)) erreichen beide Modelle nicht über eine Herabsetzung des VOR-Verstärkungsfaktors, sondern durch eine Nachjustierung des zentralen Blickgeschwindigkeitskommandos über retinale Fehlersignale. Dieses korrigierte Blickgeschwindigkeitskommando kompensiert das VOR-Signal und führt zu einer konstanten Augengeschwindigkeit im Kopf.

Das einfachere Modell in Abb. 13B wird des weiteren favorisiert (vgl. COLLEWIJN et al., 1981), da es den von den VPs spontan wiedergegebenen Eindruck vorhersagt, daß, wenn die Eigenbewegung der VP im Raum schneller als die Blickgeschwindigkeit ist (quasi die VP ihren Blick überholt und ihm vorauseilt), die wahrgenommene Sigma-Bewegung niemals ihre Richtung umkehrt, während gerade dieses für die Augenbewegungen zutrifft: Im Gegensatz zum Modell von Abb. 13A sind Augengeschwindigkeitssignale in der Efferenzkopie des Modells in Abb. 13B nicht enthalten; auf der Wahrnehmungsebene stehen sie offensichtlich auch nicht zur Verfügung oder werden zumindest nicht genutzt.

Ergebnisse auch verschiedener anderer Studien stützen das Modell von Abb. 13B:

LANMANN et al. (1978) fanden bei Affen, daß, wenn

"the transient head movement is stopped during active pursuit the cupula returns to its rest position; therefore, the observed eye acceleration indicated, that a smooth pursuit signal to the oculomotor system is unmasked by the head arrest manoeuvre."

Dies bedeutet, daß die VOR-Aktivität in Bezug auf den oculomotorischen Ausgang ein Folgebewegungssignal moduliert oder "maskiert", das ein Blickkommando repräsentiert.

HÖRNSTEN (1979) maß einen "constant error of visual eccentric localisation in patients with acute vestibular disorders" und folgerte, daß "the efference copy signal is taken off before the vestibular bias is added."

BENSON and BARNES (1978) beschrieben beim Menschen, daß

"the break-down in suppression (of the VOR) was found to have gain/frequency characteristics which were very similar to those of the oculomotor control system responsible for target pursuit",

d.h. wahrscheinlich wird der VOR durch das Blickfolgesystem kompensiert.

Schließlich demonstrierten ABEL et al. (1979) bei einem Patienten mit "horizontal pursuit defect nystagmus", daß

"the normal leftward pursuit could suppress the rightward VOR but the leftward VOR was unopposed because of the absent rightward pursuit."

In diesem Fall führte ein pathologisches Geschehen, das eine bestimmte Richtung des Blickfolgesystems betraf, auch zu einem isolierten Verlust der richtungsmäßig korrespondierenden Kompensation von VOR-Aktivität.

III. ZUSAMMENFASSUNG

Zur Untersuchung des Einflusses von vestibulären Signalen auf die Sigma-Bewegungswahrnehmung und den Sigma-OKN beim Menschen wurden horizontale Augenbewegungen während verschiedener Zustände visuell-vestibulärer Interaktion gemessen. Die

visuomotorische Illusion von Sigma-Bewegungen war auf die tatsächlichen Blickbewegungen und nicht auf die Augenfolgebewegungen bezogen. Ein Modell, das die Efferenzkopie eines Blickfolgekommandos (mit Bezug auf Koordinaten des extrapersonalen Raumes) beinhaltet, steht im Einklang mit der psychophysischen Beobachtung, daß während vestibulär-induzierter Eigenbewegungswahrnehmung die Geschwindigkeit der Sigma-Bewegung relativ zu den Koordinaten des extrapersonalen Raumes und nicht zu kopfbezogenen Koordinaten wahrgenommen wird. Wenn der Sigma-OKN mittels eines zusammen mit der VP sinusförmig bewegten Streifenmusters durchgeführt wird, kann der blickstabilisierend wirkende VOR durch eine Änderung des Blickgeschwindigkeitskommandos in seinen Auswirkungen auf die Augengeschwindigkeit im Kopf kompensiert werden. "VOR-Unterdrückung" teilt daher mit den Blickfolgebewegungen dieselbe wahrnehmungsmäßige Beurteilung, dieselbe kinetische Frequenzbegrenzung, dieselbe zentrale Verrechnung (z.B. Efferenzkopie) und dieselbe Anfälligkeit gegenüber cerebralen Erkrankungen.

B 2 UNTERSUCHUNGEN ZUR VISUELLEN SUPPRESSION DES VESTIBULO-OCULÄREN REFLEXES UNTER STROBOSKOPISCHER BELEUCHTUNG

I. EINFÜHRUNG

Im ersten Abschnitt wurde gezeigt, daß die Sigma-Bewegung primär auf Blick- und nicht auf Augenbewegungen bezogen ist (vgl. auch COLLEWIJN et al., 1981; ADLER et al., 1981). Es wurde daher ein Modell vorgeschlagen, in dem eine Efferenzkopie des Blickbewegungssignals mit afferenten retinalen Positions- bzw. Positionsänderungs-Signalen im zentralen Nervensystem interagiert, vermutlich im Parietallappen (vgl. BÜTTNER et al., 1982). Ergebnis dieser Interaktion ist ein zentraler vektorieller Schätzwert der Objektgeschwindigkeit im extrapersonalen Raum; dieser Schätzwert korreliert eng mit der wahrgenommenen Bewegung und der Generierung von Blickfolgebewegungen. In der ersten Experimentalserie bezüglich Sigma-OKN und vestibulärer Stimulation zeigte sich, daß die Blitzfrequenz f_s ein kritischer Parameter bei der Unterdrückung des VOR während Sigma-OKN war: Die Versuchspersonen wurden auf einem Drehstuhl sinusförmig rotiert, an den der Zylinder mit dem Streifenmuster fest gekoppelt war; nur wenn f_s über 10 Blitze/s lag, nahm die Augengeschwindigkeit der langsamen Sigma-OKN-Phasen (v_e) näherungsweise den Wert gemäß Gl. (1) an, der im Falle einer vollständigen VOR-Suppression zu erwarten ist. Im folgenden werden diese Beobachtungen erweitert. Der Hauptteil dieses Abschnitts behandelt die Abhängigkeit der VOR-Suppression von der Blitzfrequenz während Sigma-Stimulation; ferner wurden die Auswirkungen von Musterperiodizität und Suppressions-Modus (Sigma-OKN versus Fixation) auf die Effizienz der VOR-Suppression untersucht.

II. SPEZIELLE DATENANALYSE

Das Versuchsprinzip entspricht dem des Experimentes (3) in Abschnitt B1 (vgl. Allgemeine Methodik). Es wurden anschließend an die dort beschriebene Analog-Digital-Konversion, Kalibrierung und Differenzierung der EOG-Positionssignale die Geschwindigkeitsprofile von 10 aufeinanderfolgenden Sinus-Rotationszyklen überlagert; die mittleren momentanen Augengeschwindigkeiten (in Abständen von 200 ms) dienten zur Berechnung einer Sinus-fit-Kurve; für diese Kurve wurde ein $v_e(t)$ berechnet als die optimale Anpassung der folgenden Funktion

$$v_e(t) = \bar{v}_e + a \cdot \sin(\omega t + Phi) \quad \text{(Grad/s)} \qquad \text{(Gl. 3)}$$

Hierbei stellen dar: die Konstante a den Schätzwert für die restliche nicht unterdrückte sinusförmige VOR-Modulation einer über den ganzen Rotationscyclus gemittelten Augengeschwindigkeit $\bar{v}_e$, Omega die Kreisfrequenz der Sinusrotation des Drehtisches ($\omega = 2\pi \cdot f_c$; f_c = 0.1 Hz Sinusfrequenz der Drehtischrotation) und Phi den Phasenwinkel dieser Antwort. Da der Kopf an den Drehstuhl fixiert war, entsprach die momentane Blickgeschwindigkeit (Auge im Raum)

$$v_g(t) = v_e(t) + v_c(t) \quad \text{(Grad/s)} \qquad \text{(Gl. 4)}$$

Der Wert $v_c(t)$ bezeichnet die momentane Drehstuhl-Winkelgeschwindigkeit. Die wahrgenommene Geschwindigkeit der horizontalen Sigma-Bewegung des vertikalen Streifenmusters wird v_p genannt. Wenn der Kopf im Raum fixiert war und weder Drehstuhl noch Streifenmuster rotiert wurden, war die wahrgenommene Geschwindigkeit v_p der Sigma-Bewegung linear mit $\bar{v}_e$ korreliert (BEHRENS und GRÜSSER, 1979):

$$v_p = b \cdot \bar{v}_e = b \cdot k \cdot P_s \cdot f_s \quad \text{(Grad/s)} \qquad \text{(Gl. 5)}$$

III. EXPERIMENTELLE ERGEBNISSE

1. Effekt schwacher kurzzeitiger passiver horizontaler Rotation auf Sigma-Bewegung und Sigma-OKN

In diesen Experimenten initiierte die anfangs stationäre Versuchsperson einen horizontalen Sigma-OKN über das vertikale Streifenmuster. Sie sah dann die Streifentrommel mit einer konstanten Geschwindigkeit v_p um sich rotieren relativ zu einem stabilen extrapersonalen Koordinatensystem. Nachdem ein steady-state von Sigma-Bewegung und Sigma-OKN für 10-20 Sekunden aufrechterhalten worden war, wurde die VP zusammen mit dem Streifenzylinder für 3-5 Sekunden in oder gegen die Richtung der Sigma-Bewegung rotiert. Das Geschwindigkeitsprofil dieser Rotation wies einen kurzen trapezoiden Verlauf auf (Abb. 14A). Der Sigma-OKN setzte sich während der Phasen der Beschleunigung, der Rotation mit konstanter Geschwindigkeit und der Entschleunigung fort. Wurde die VP entgegengesetzt zur Richtung der Sigma-Bewegung beschleunigt, nahm sie ihre Eigenbewegung korrekt wahr, und auch $v_e(t)$ ihres Sigma-OKN war nicht verändert; dennoch berichtete die Versuchsperson, daß die wahrgenommene Geschwindigkeit v_p der Sigma-Bewegung beträchtlich abnahm, bis zu Werten "nahe 0", bei denen die Streifen sogar im Raum stehen zu bleiben schienen (Index 1 in Abb. 14A). Wurde die VP nach ein paar Sekunden wieder entschleunigt, dann erschienen die vertikalen Streifen in Richtung entgegengesetzt zu ihrer vorausgegangenen Entschleunigung beschleunigt zu werden, d.h. in die Richtung der initialen Sigma-Bewegung (Index 2 in Abb. 14A); wiederum zeigte $v_e(t)$ jedoch wenig, wenn überhaupt eine Änderung. Entsprechende Beobachtungen waren zu machen, wenn die Versuchsperson in die Richtung der Sigma-Bewegung beschleunigt wurde: dann gewannen die Streifen an Geschwindigkeit, d.h. v_p stieg (Index 3), während die Entschleunigung nach wenigen Sekunden zu einer Reduktion von v_p führte (Index 4). Wie Abb. 14A zeigt,

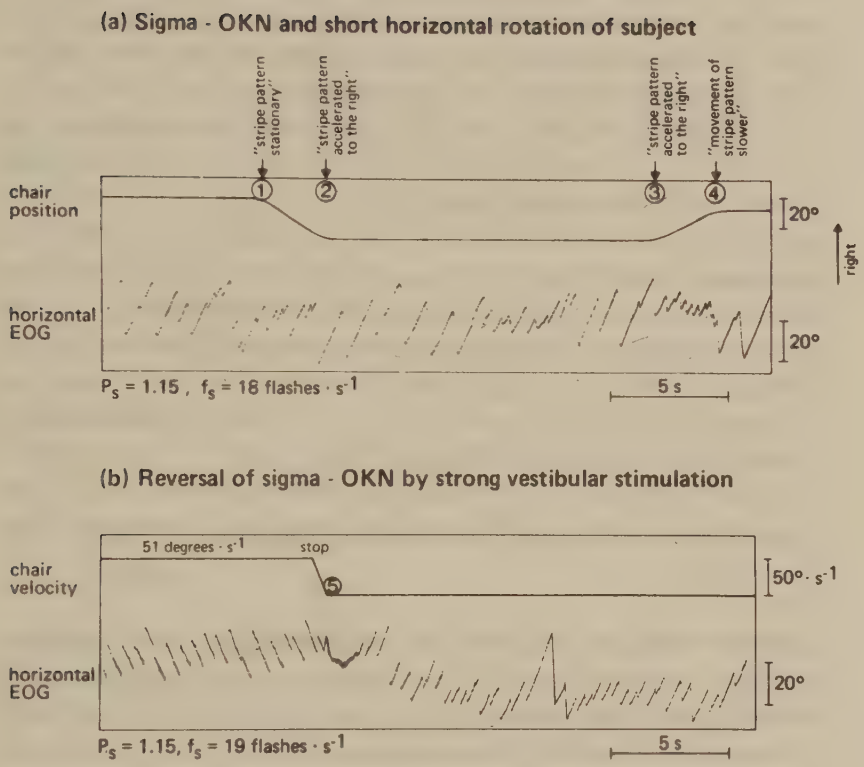


Abb. 14: Interaktion von Sigma-OKN und VOR während schwacher (a) und starker (b) vestibulärer Stimulation (bei allen Ordinaten oben gleich rechts); gekoppelte Rotation von Drehstuhl und Trommel (CURIO and GRÜSSER, 1985).

traten keine stärkeren Modulationen von $v_e(t)$ in Abhängigkeit von der Stimulation auf, d.h. in diesem Beispiel kurzzeitiger und schwacher Stimulation der Receptoren der horizontalen Bogengänge unterdrückte die Versuchsperson ihren VOR nahezu vollständig. Dies bestätigt die Ergebnisse von Experiment (3) aus Teil B1 (sinusförmige Rotationen) auch für aperiodische, nicht vorhersagbare vestibuläre Stimuli. Obwohl bei annähernd vollständiger VOR-Suppression und fehlender Relativbewegung zwischen VP und Sigma-Muster $v_e(t)$ konstant blieb, wurde die wahrgenommene Geschwindigkeit v_p der Sigma-Bewegung durch den kurzen, schwachen vestibulären Reiz entscheidend beeinflußt. Diese Änderungen von v_p während Beschleunigung und Entschleunigung wurden durch die VP spontan in Bezug zu einem Koordinatensystem des extrapersonalen Raumes gesetzt und korrespondierten somit eng zu den tatsächlichen Änderungen der Blickgeschwindigkeit v_g relativ zu diesem Koordinatensystem (vgl. Gl. (4)).

Darüberhinaus berichteten die VPs spontan ohne eine diesbezügliche Fragestellung über eine Änderung der Empfindung ihrer eigenen Augenbewegungen: Obwohl $v_e(t)$ nicht durch die kurze, schwache vestibuläre Stimulation beeinflußt wurde, wurde über eine starke Änderung des subjektven Eindrucks bezüglich der "Anstrengung", den Sigma-OKN aufrechtzuerhalten, berichtet. Während Index 1 in Abb. 14A wurde eine zunehmende "Leichtigkeit" wahrgenommen, bis die Augen sich schließlich "ohne jegliche Anstrengung" zu bewegen schienen. Während Index 2 schienen die Augenbewegungen zunehmend von der aktiven Teilnahme der VP abzuhängen, den Sigma-OKN aufrechzuerhalten. Diese Wahrnehmungen korrespondierten zum jeweiligen Status der Blickgeschwindigkeit v_g; sie können jedoch nicht als bloße verbale Transformation angesehen werden, da ein Anstieg in f_s ohne jegliche vestibuläre Stimulation auch zu einem Anstieg in v_e bzw. v_g sowie in v_p führten, ohne in der Versuchsperson die Wahrnehmung von spezieller Anstrengung zu in-

duzieren.

Die Ergebnisse zeigen, daß, wenn der VOR komplett oder aber nahezu vollständig während Sigma-OKN unterdrückt wird, nicht länger Gl. (5), sondern die folgende Näherung die subjektive Winkelgeschwindigkeit v_p der Sigma-Bewegung beschreibt:

$$v_p(t) = b \cdot \{k \cdot P_s \cdot f_s \pm v_c(t)\} \quad \text{(Grad/s)} \qquad \text{(Gl. 6)}$$

Dabei ist b eine Konstante und $v_c(t)$ die Stuhlgeschwindigkeit. Gl. (6) stellt die mathematische Formulierung dafür dar, daß die wahrgenommene Geschwindigkeit der Sigma-Bewegung $v_p(t)$ linear auf die Blickgeschwindigkeit (Auge im Raum) zu beziehen ist.

2. Beeinflussung eines Sigma-OKN durch postrotatorischen Nystagmus

Die VP wurde zusammen mit dem Streifenzylinder bei einer konstanten Geschwindigkeit von 40-80 Winkelgrad/Sekunde für eine Periode von 60-90 Sekunden nach rechts oder links rotiert. Während dieser Drehbewegung hielt die VP ihren Sigma-OKN aufrecht; wegen der Adaptation des vestibulären Systems nahm sie jedoch ihre eigene Rotation auf dem Drehstuhl nicht länger wahr. In diesem Falle galt natürlich nicht länger Gl. (6), sondern v_p entsprach Gl. (5). Die Stuhlrotation wurde dann abrupt mit ca. -85°/Sekunde^2 auf 0 entschleunigt. Diese akute Stimulation der horizontalen Bogengänge (5 in Abb. 14B) führte - bei Testung in Dunkelheit - zu einem starken postrotatorischen Nystagmus. Hatte die VP nun einen Sigma-OKN während der vorausgehenden Rotation mit einer langsamen Phase in die Richtung entgegengesetzt zur Rotation unterhalten, führte ein plötzlicher Stopp der Rotation zu einer scharfen Umkehr der Sigma-OKN-Richtung. Die VP nahm dabei eine Umkehr

der Scheinbewegung des Streifenzylinders wahr und fühlte sich selbst als abrupt beschleunigt und dann langsam in die Richtung entgegen der vorausgehenden Stuhlrotation gedreht. Nach dieser Umkehr setzte sich der Sigma-OKN in die neue Richtung mit v_e-Werten entsprechend der Gl. (1) fort. Unter einem "opponierenden" starken postrotatorischen vestibulären Signal änderte somit der Sigma-OKN seine Richtung, nicht jedoch seine Winkelgeschwindigkeit v_e nach der Umkehr. Die wahrgenommene Geschwindigkeit der Sigma-Bewegung entsprach

$$v_p(t) = b \cdot k \cdot P_s \cdot f_s + v_{vest}(t) \qquad \text{(Grad/s)} \qquad \text{(Gl. 7)}$$

Dabei repräsentierte $v_{vest}(t)$ die scheinbare Rotation der VP, die durch die exponentiell abklingende Stimulation der Receptoren der horizontalen Bogengänge hervorgerufen wurde.

Waren jedoch die Richtungen des Sigma-OKN während der Rotation und die des postrotatorischen vestibulären Nystagmus identisch, so konnte ein starker postrotatorischer vestibulärer Stimulus zu einer plötzlichen Erhöhung des Sigma-Mode k von 1 auf 2 führen. Danach setzte sich der Sigma-OKN mit konstanter Geschwindigkeit fort, und die scheinbare Rotation des Streifenzylinders entsprach $v_p(t)$ in Gl. (7) mit k = 2. Die Umkehrung des Sigma-OKN durch einen starken postrotatorischen vestibulären Reiz zeigt, daß rasche Kopfbeschleunigungen (hier 85°/Sekunde^2) eine VOR-Aktivität hervorrufen, die die Richtung (Vorzeichen k) bzw. den Mode (Betrag k) eines Sigma-OKN beeinflussen kann. Somit könnte beim Menschen, wie auch schon bei Affen (GRÜSSER et al., 1979), ein postrotatorischer Nystagmus zur Initiation bzw. Variierung eines Sigma-OKNs genutzt werden.

3. VOR-Suppression während Fixation: Abhängigkeit von Blitzfrequenz und Musterperiodizität

Neben der VOR-Suppression während Sigma-OKN (s. folgenden Abschnitt 4) wurden in dieser parallel durchgeführten Versuchsreihe mögliche nicht-OKN-gebundene Einflüsse von Blitzfrequenz und Musterperiodizität auf die Suppressionsleistung untersucht. Die VPs wurden instruiert, einen der vertikalen Streifen auf der Zylinderwand vor ihnen zu fixieren. Das Streifenmuster wurde mit verschiedenen Blitzfrequenzen f_s stroboskopisch beleuchtet. Nach wenigen Sekunden begann der Drehtisch zusammen mit dem mechanisch angekoppelten Streifenzylinder sinusförmig zu rotieren. Der Grad der VOR-Suppression hing in erster Linie von drei Bedingungen ab: Der Blitzfrequenz f_s, der Musterperiode P_s sowie einem individuellen Faktor, der insbesondere bei Blitzfrequenzen unter 8 Blitzen/Sekunde sehr stark war.

Zu Beginn wurden die Messungen bezüglich einer konsistenten und kontinuierlichen Modulation der Augenbewegungen durch residuelle, nicht supprimierte VOR-Aktivität kontrolliert, da teilweise starke Irregularitäten der Suppressionsantworten aus früheren Studien bekannt sind (vgl. KOENIG et al., 1978): Abb. 15 zeigt die Überlagerungen kumulativer horizontaler Augenpositionen nach Eliminierung der Saccaden; die gestrichelte Linie entspräche einem VOR mit einem Verstärkungsfaktor g = 1, die Abszisse einer kompletten VOR-Unterdrückung. Es liegt offensichtlich ein intra-individuell relativ stabiler Grad an VOR-Suppression über mehrere Rotationszyklen vor (vgl. auch BARR et al., 1976).

Abb. 16 zeigt den Einfluß von Blitzfrequenz f_s und Musterperiode P_s auf die VOR-Unterdrückung. Bei Blitzfrequenzen unter 8/Sekunde wurde die VOR-Suppression zunehmend schwächer; unter 3/Sekunde näherte sich der VOR den Werten, die bei Rota-

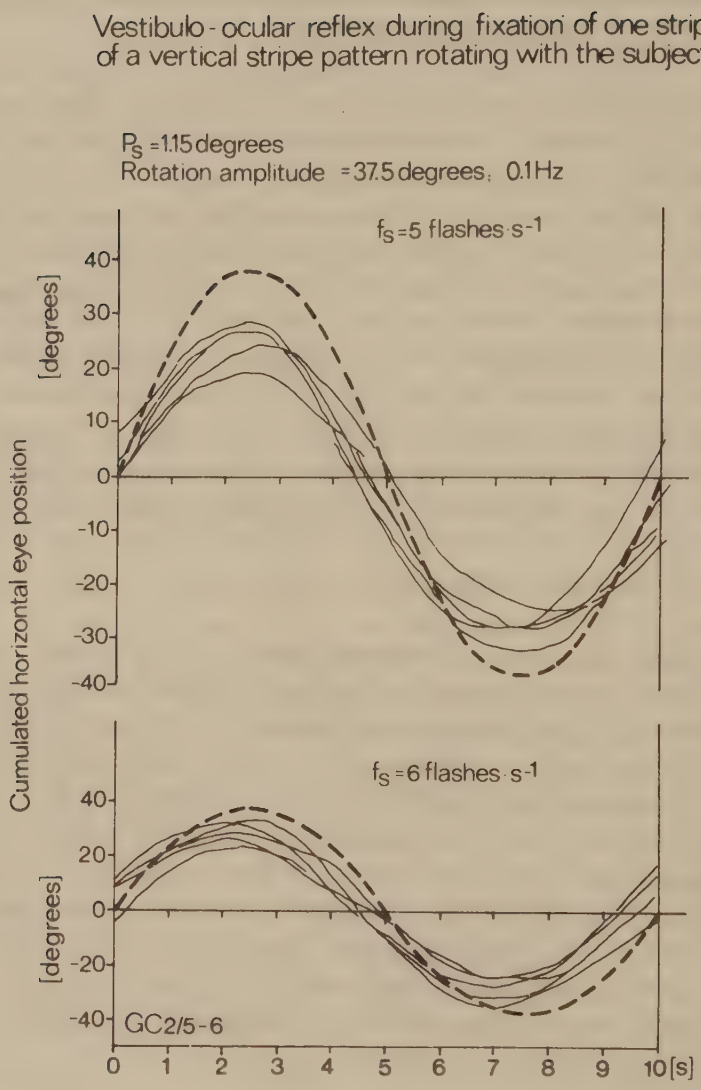


Abb. 15: Überlagerung der kumulativen horizontalen Augenpositionen nach Elimination der Saccaden während des Fixationsmodus der VOR-Suppression. Gestrichelte Linien zeigen vollkompensatorische Augenbewegungen an. Demonstration eines intraindividuell relativ stabilen Grades der Suppression über mehrere Rotationszyklen (CURIO and GRÜSSER, 1985).

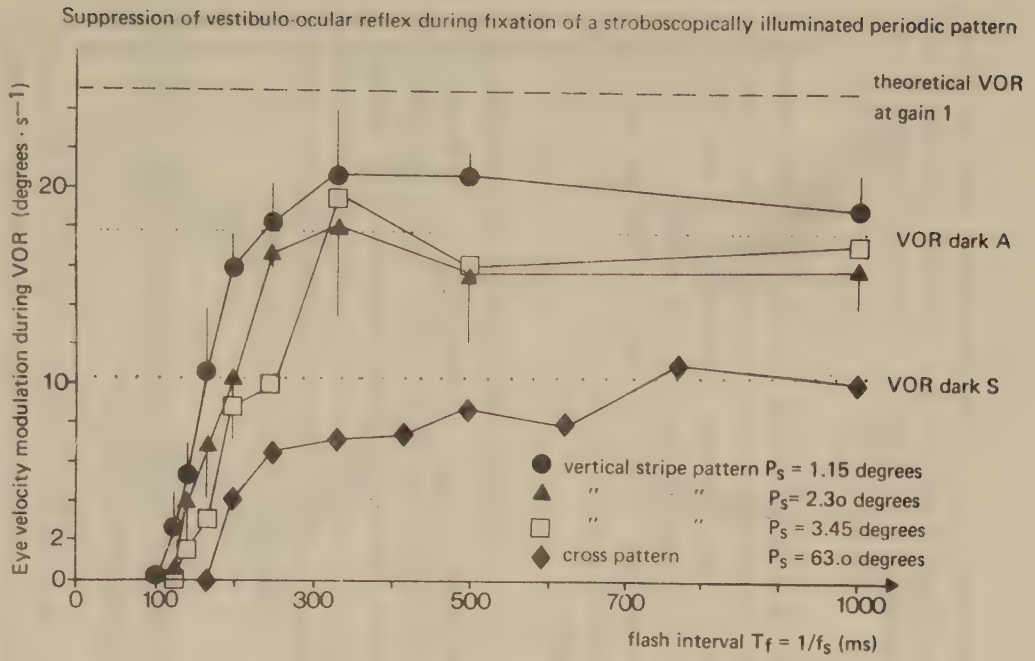


Abb. 16: Zusammenfassende Darstellung für den Fixationsmodus der VOR-Suppression. 'VOR dark A' zeigt den mittleren VOR-Verstärkungsfaktor während mentaler Arithmetik im Dunkeln an, 'VOR dark S' den mittleren reduzierten Verstärkungsfaktor während willentlicher non-visueller Suppression. Zur Klarheit des Bildes sind die Standardabweichungen nur teilweise dargestellt; die ausgelassenen Standardabweichungenn liegen alle im selben Bereich (CURIO and GRÜSSER, 1985).

tion im Dunkeln zu erhalten waren (mit einem gain um 0.7 während mentaler Arithmetik; vgl. den folgenden Abschnitt (7)).

Für 3 Blitze/Sekunde < f_s < 10 Blitze/Sekunde nahm die VOR-Suppression dabei mit steigender Blitzfrequenz monoton zu und war (in EOG-Messungen) bei f_s > 10 Blitze/Sekunde praktisch vollständig.

Es wurde ferner deutlich, daß die VOR-Unterdrückung durch Fixation periodischer Streifenmuster bei feinerem Muster (1.15°) schwächer ist als bei gröberen (2.3° und 3.45°). Dieses Ergebnis ist nicht unerwartet, da eine einfache "Verwechslung" benachbarter Streifen unter stroboskopischer Beleuchtung wahrscheinlicher ist bei kurzem als bei weiterem Streifenabstand.

Die für die visuelle Fixationssuppression verantwortlichen Mechanismen können also das intermittierend verfügbare Eingangssignal mit längeren Blitzintervallen zunehmend schlechter in ein suffizientes motorisches Ausgangssignal umsetzen; für dasselbe Blitzintervall bewirken ferner kleinere räumliche Musterperioden eine Abschwächung der Suppressionsleistung im Vergleich zu größeren Musterperioden.

4. VOR-Suppression während Sigma-OKN: Abhängigkeit von Blitzfrequenz und Muster-Periodizität

In dieser Experimentalreihe initiierte die anfangs raumstationäre VP einen Sigma-OKN bei einer vorgegebenen Blitzfrequenz f_s. Nachdem Sigma-OKN und wahrgenommene Sigma-Geschwindigkeit des Streifenmusters einen steady-state erreicht hatten, wurde die VP sinusförmig gedreht. Der Streifenzylinder war dabei wiederum fest an den Rotationsstuhl gekoppelt.

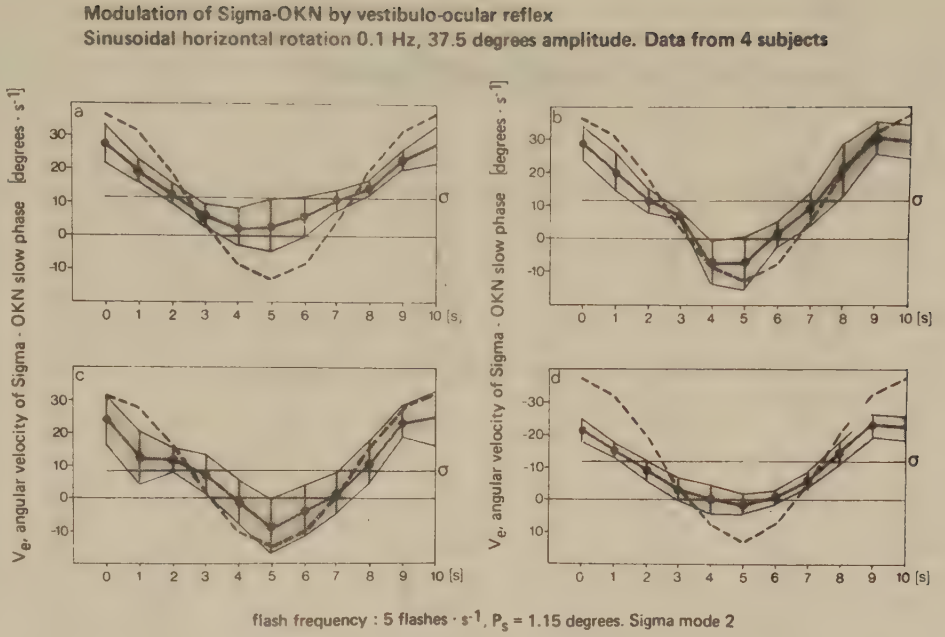


Abb. 17: Demonstration der interindividuellen Vergleichbarkeit der VOR-Suppression während Sigma-OKN. Die Horizontalen mit dem Index 'Sigma' entsprechen $v_e = k \cdot P_s \cdot f_s = 2 \times 1.15° \times 5$ Blitze/s. Schraffiertes Areal: Mittel aus 10 Rotationszyklen ± Standardabweichung; gestrichelte Sinusoide repräsentieren die völlige Abwesenheit von Suppression, d.h. die lineare Addition von Sigma-OKN und VOR. Alle Daten wurden durch Handauswertung erhoben (CURIO and GRÜSSER, 1985).

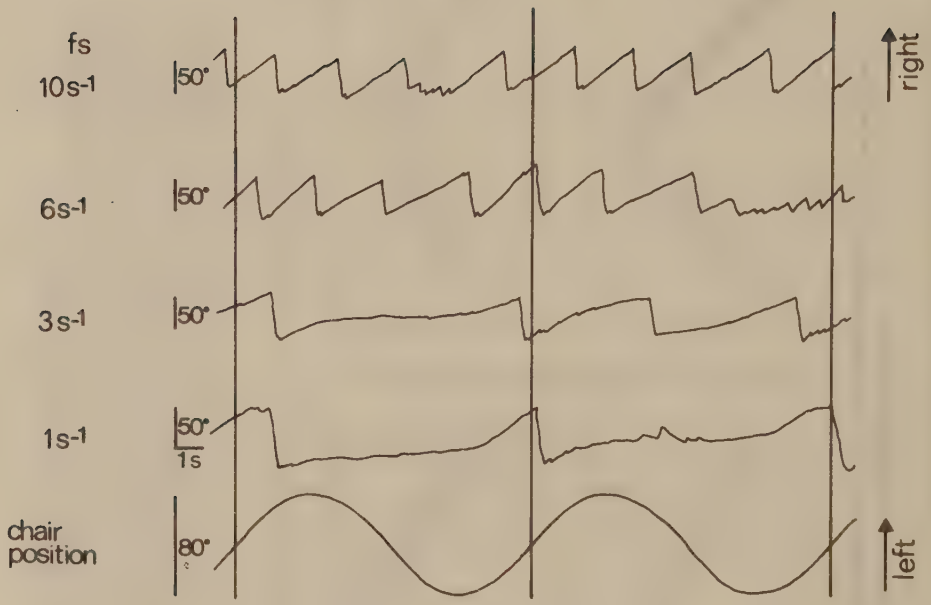


Abb. 18: Originalmessungen (a) und computergestützte Auswertung (b) von VOR-Suppression während Sigma-OKN (P_s = 3.45°) bei 4 verschiedenen Blitzfrequenzen. Kurvenablenkung nach oben entspricht rechts in den EOG-Messungen (a) und den Geschwindigkeitsdarstellungen (b), bzw. links für die Messung der Stuhlposition (CURIO and GRÜSSER, 1985).

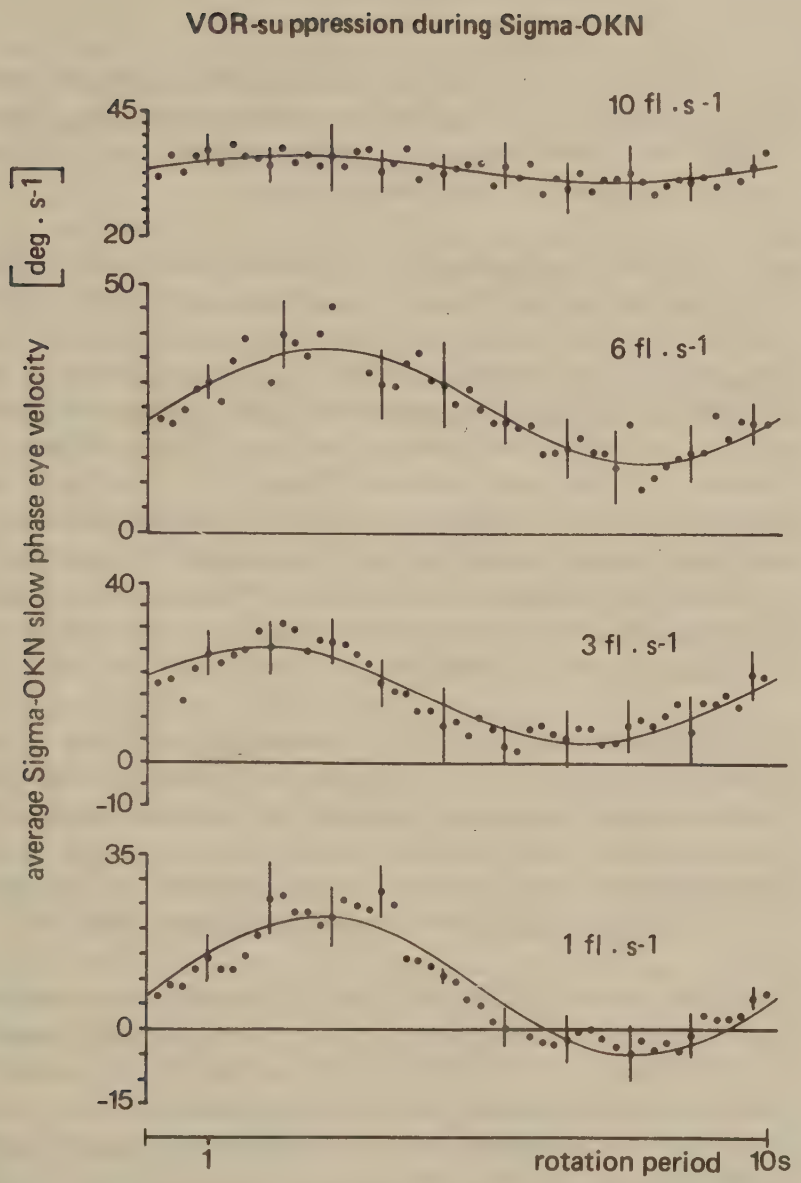


Abb. 18b: Momentane Augengeschwindigkeiten langsamer Phasen (Punkte) ± Standardabweichung, gemittelt über 10 bis 15 aufeinanderfolgender Rotationszyklen, dienten als Datenbasis zur Kalkulation der bestangepaßten Sinuskurve. Je größer deren Amplitude, desto schlechter die VOR-Suppression (CURIO and GRÜSSER, 1985).

Abb. 17 zeigt die Modulation der langsamen Sigma-OKN-Phase durch restliche nicht supprimierte VOR-Aktivität und demonstriert die interindividuelle Vergleichbarkeit der VOR-Suppression bei den vier teilnehmenden VPs.

Abb. 18A zeigt EOG-Messungen des Sigma-OKN bei vier verschiedenen Blitzfrequenzen (1, 3, 6 und 10 Blitze/Sekunde) während gekoppelter sinusförmiger Rotation von VP und Sigma-Muster. Abb. 18B zeigt korrespondierend die mittleren $v_e(t)$-Werte von 10 aufeinanderfolgenden Rotationsperioden; hierzu wurde gemäß Gl. (3) die den Daten jeweils bestangepaßte Sinuskurve berechnet. Die Amplitude a dieser "Sinus-fit"-Kurve wurde als ein Maß für die nicht-supprimierte VOR-Komponente zur weiteren graphischen Darstellung der Ergebnisse herangezogen. Gemäß den Abbildungen 18A und B ist offensichtlich, daß im Mittel diese unsupprimierte VOR-Komponente mit fallender Blitzfrequenz bzw. zunehmenden Blitzintervallen anstieg.

Für Blitzfrequenzen über 10 Blitze/Sekunde betrug die VOR-Suppression ca. 85-95%, d.h. der residuelle VOR-Verstärkungsfaktor lag bei 0.1 bis 0.15, während bei Blitzfrequenzen unter 5 Blitze/Sekunde lediglich ca. 50% erreicht wurden: Die Geschwindigkeit der langsamen Sigma-OKN-Phasen wurden dann deutlich durch sinusförmige vestibuläre Signale moduliert.

Dies ist in den Abbildungen 19A - C für drei verschiedene Streifenmuster mit den Perioden 1.15°, 2.3° und 3.45° quantitativ gezeigt. Zum direkten Vergleich der beiden Suppressionsmodi wurden hierbei auch die entsprechenden Werte angegeben, die bei VOR-Suppression durch Fixation erhalten worden waren (vgl. den vorigen Abschnitt (3)). Diese Daten erlauben folgende Interpretation:

(a) Bei Blitzfrequenzen unter 4/Sekunde war die VOR-Suppression während Sigma-OKN stets stärker als während der Fixation

des jeweilig selben Streifenmusters. Dieser Unterschied der Suppressionsmodi im Bereich niederer Blitzfrequenzen (also: OKN stärker supprimierend als Fixation) war umso deutlicher, je kleiner die Streifenperiode P_s war.

(b) Bei Blitzfrequenzen über 5/Sekunde war die VOR-Suppression mittels Fixation für alle Musterperioden stets besser als mittels Sigma-OKN. Während des Sigma-OKNs erreichte die VOR-Suppression sogar bei Blitzfrequenzen überhalb von 20 Hz keine Werte besser als 90%, während mit dem Fixationsmodus eine in EOG-Messungen vollständige VOR-Suppression erreicht wurde.

(c) Die wahrgenommene Geschwindigkeit v_p der Sigma-Bewegung variierte in Abhängigkeit von der Blitzfrequenz: Mit hohen Blitzfrequenzen f_s - und korrespondierend starker VOR-Suppression - änderte sich v_p proportional zu der Rotationsgeschwindigkeit von VP und Streifenmuster, d.h. bei Rotation in die Richtung der Sigma-Bewegung nahm v_p zu (wie auch die Blickgeschwindigkeit v_g), bei Rotation in die entgegengesetzte Richtung nahm v_p ab, schien sogar zum Stillstand zu kommen oder ihre Richtung im extrapersonalen Raum umzukehren (wie auch v_g). Mit niedrigeren Blitzfrequenzen f_s verschwand diese Modulation von v_p graduell. Dies lief der Verschlechterung der VOR-Suppression parallel, d.h. je mehr v_g durch VOR-Aktivität stabilisiert wurde, desto weniger erschien v_p moduliert. Vermutlich korrelierte somit v_p zur tatsächlichen Blickgeschwindigkeit v_g (vgl. Gl. (4)).

(d) Die Berechnung des Sinus-fit (Gl. (3)) lieferte auch einen Schätzwert $\bar{v}_e$ für die Augengeschwindigkeit der langsamen Phase des Sigma-OKN gemittelt über den geamten Rotationszyklus; dieses $\bar{v}_e$ wurde sinusförmig durch die residuelle, nicht supprimierte VOR-Aktivität moduliert. Abb. 19D zeigt, daß für Blitzfrequenzen über ca. 10/Sekunde der Sigma-OKN-

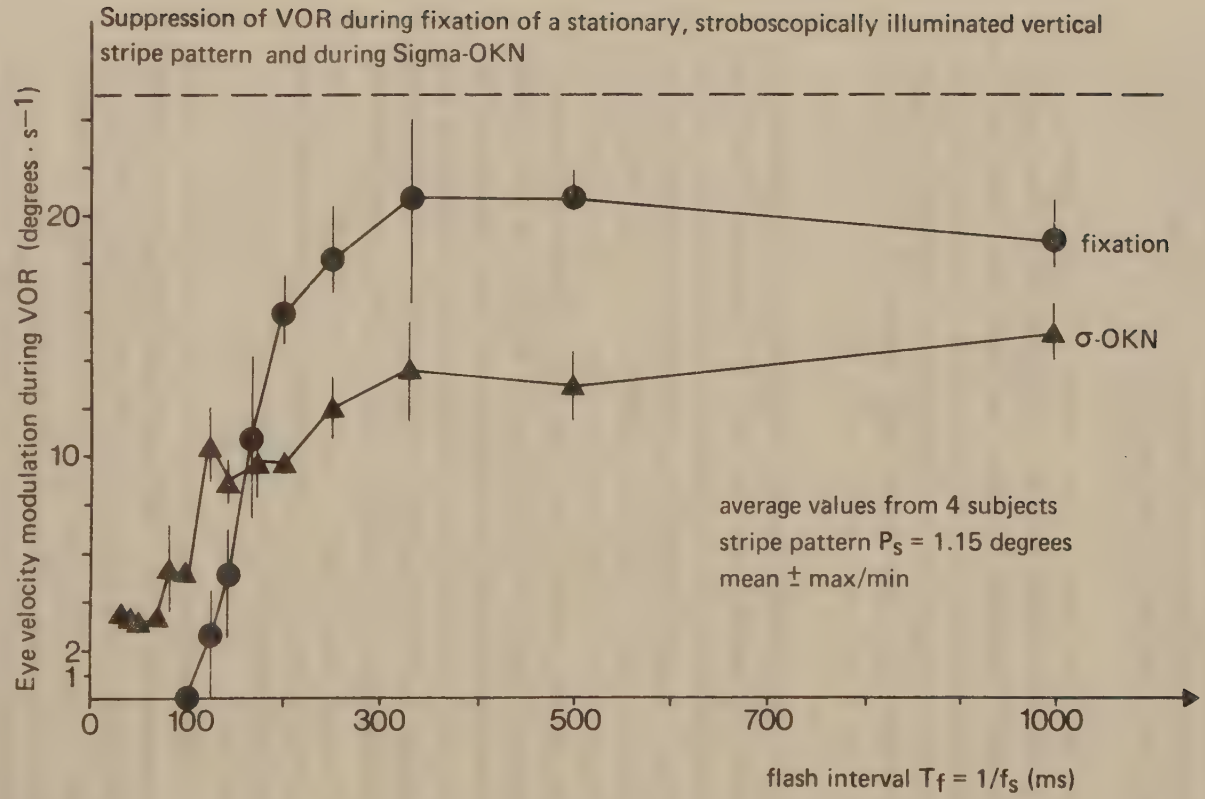


Abb. 19A

Abb. 19: Direkter Vergleich von VOR-Suppression während Fixation und während Sigma-OKN für 3 Sigma-Muster mit verschiedenen Streifenperiodizitäten (a bis c).

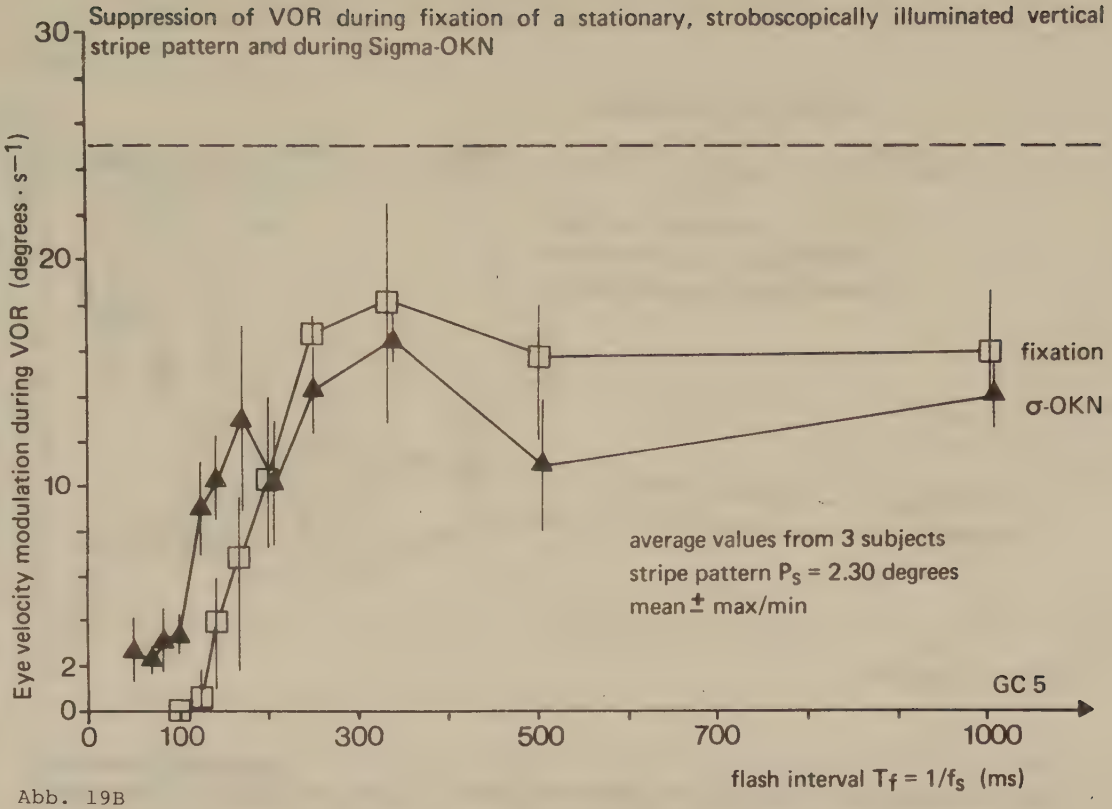

Suppression of VOR during fixation of a stationary, stroboscopically illuminated vertical stripe pattern and during Sigma-OKN
Eye velocity modulation during VOR (degrees · s⁻¹)
30
20
10
2
0
0
100
300
500
700
1000
flash interval $T_f = 1/f_s$ (ms)
fixation
σ-OKN
average values from 3 subjects
stripe pattern P_s = 2.30 degrees
mean ± max/min
GC 5

Abb. 19B

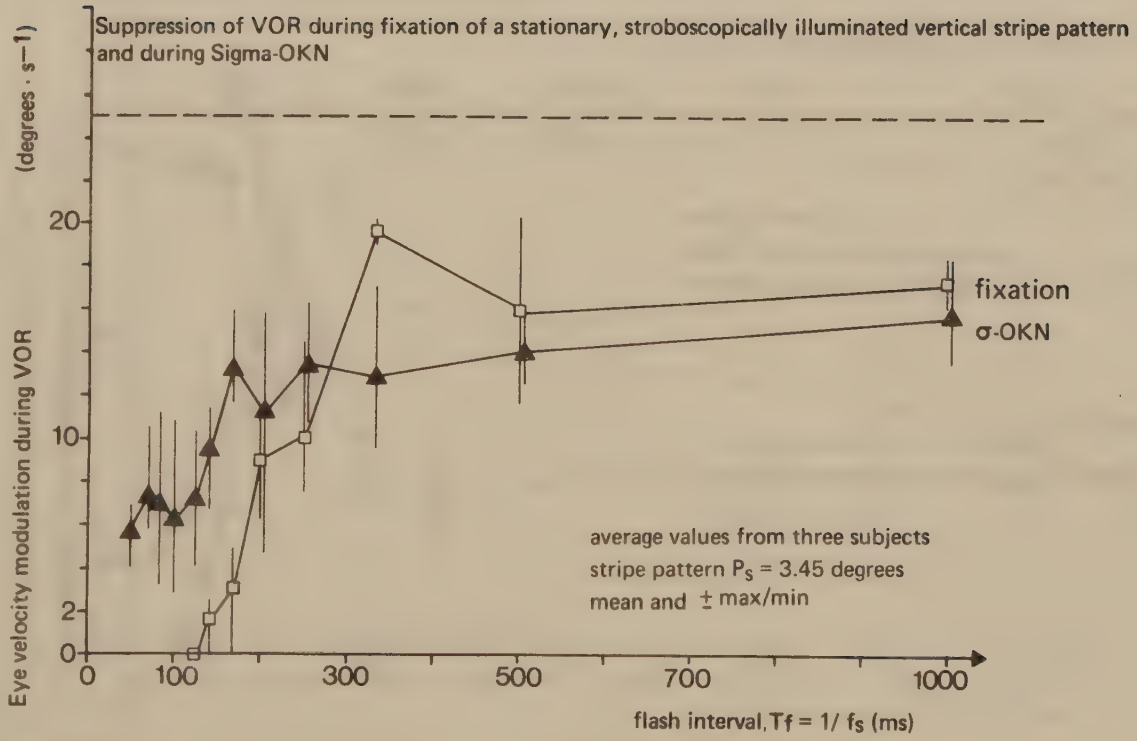

Suppression of VOR during fixation of a stationary, stroboscopically illuminated vertical stripe pattern and during Sigma-OKN
Eye velocity modulation during VOR (degrees · s−1)
20
10
2
0
0
100
300
500
700
1000
fixation
σ-OKN
average values from three subjects
stripe pattern P_S = 3.45 degrees
mean and ± max/min
flash interval, $T_f = 1/f_S$ (ms)

Abb. 19C

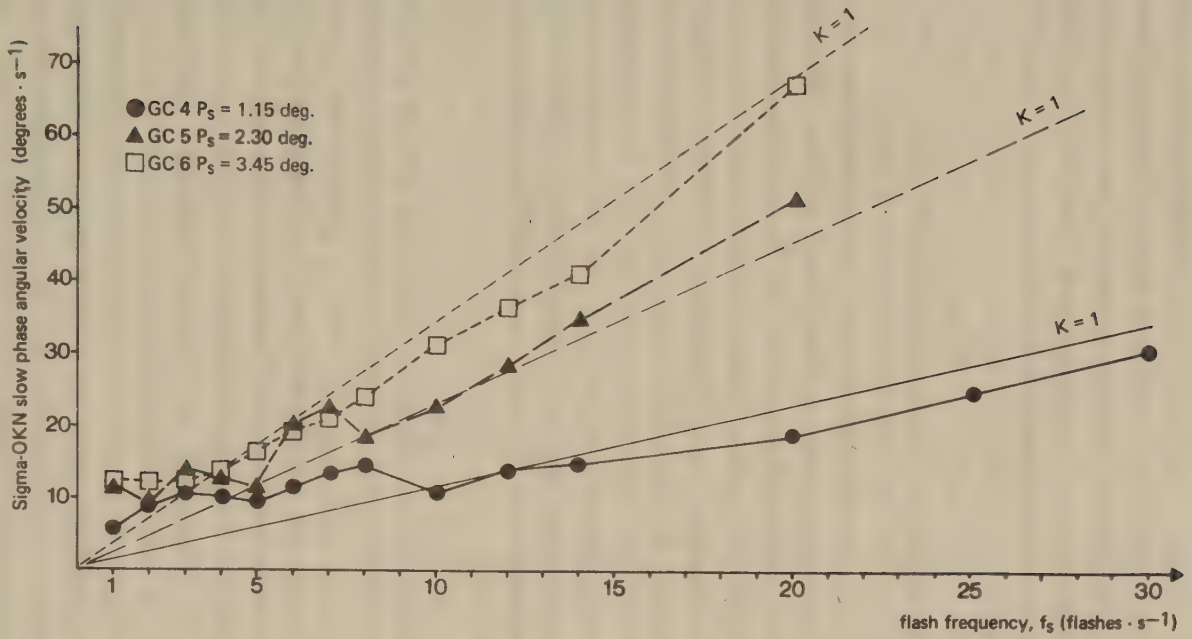


Abb. 19D zeigt für Muster verschiedener Periodizität die Werte mittlerer Geschwindigkeiten $\bar{v}_e$ langsamer Sigma-OKN-Phasen in ihrer Abhängigkeit von der Blitzfrequenz; $\bar{v}_e$ wurde durch die nicht-supprimierte VOR-Aktivität sinusförmig moduliert. Die Geraden mit dem Index k = 1 zeigen einen Sigma-OKN-Verstärkungsfaktor 1 für die jeweiligen Musterperiodizitäten an.

Verstärkungsfaktor ($k = \bar{v}_e/(P_s \cdot f_s)$ für alle Musterperioden P_s nahe bei 1 liegt; für niedrigere Blitzfrequenzen müssen höhere Vielfache von k angenommen werden. Während VOR-Suppression durch Fixation (Experiment 3) war $\bar{v}_e$ im übrigen stets nahe 0 und wies somit auf eine ungestörte vestibuläre und oculomotorische Balance der VPs hin.

5. VOR-Suppression während Phi-Stimulation

In den vorausgehenden Abschnitten wurde gezeigt, daß die Periode P_s der Sigma-Muster einen Effekt auf die VOR-Suppression hatte: Die Suppression des VOR wurde umso besser, je größer die Periode P_s war. Andererseits entsprechen gemäß Gl. (1) größere Perioden P_s bei derselben Blitzfrequenz f_s höheren v_e-Werten. Es sind somit zumindest zwei alternative Erklärungen für den Einfluß von P_s auf die VOR-Suppression während Sigma-Stimulation möglich: Die VOR-Suppression nimmt zu entweder mit steigenden v_e (gemäß Gl. (1)) oder mit Zunahme der Musterperiode P_s als einem direkten, musterspezifischen Einfluß.

Zur weiteren Untersuchung dieser Frage konnte ein Sigma-Muster mit wesentlich größeren Streifenperioden nicht verwendet werden, da nach Gl. (1) auch $\bar{v}_e$ proportional ansteigen und die Geschwindigkeitsbegrenzung für Augenfolgebewegungen schon bei sehr niedrigen f_s-Werten überschritten werden würde. Diese Konsequenz gilt jedoch nicht für eine Phi-Stimulation (d.h. stroboskopische Beleuchtung eines real bewegten Musters). Es wurde daher ein großperiodiges Muster aus x-förmigen Figuren mit einer Periode P_s von 63 Winkelgrad verwandt, bei dem jede visuelle Verwechslung aneinandergrenzender Perioden ausgeschlossen war. In drei experimentellen Paradigma wurden die Augenbewegungen gemessen während

(a) stroboskopischer Beleuchtung des real rotierenden Zylin-

ders, dessen Bewegung von der stationären VP aufmerksam verfolgt wurde (Phi-OKN);
(b) Suppression des VOR, bei der der stroboskopisch beleuchtete Zylinder fest an den sinusförmig rotierenden Stuhl gekoppelt war, und die VP das relativ zu ihr stationäre Muster zu fixieren versuchte (VOR-Suppression durch Fixation);
(c) einer Kombination von Phi-OKN und VOR-Suppression, bei der die VP einen bestimmten Teil des um sie rotierenden Musters mit dem Blick zu verfolgen versuchte. Der Zylinder wurde mit konstanter Geschwindigkeit um die sinusförmig gedrehte VP rotiert, d.h. zur Zylinder-Geschwindigkeit aus (a) wurde die Stuhlrotation addiert. Somit blieb die Mustergeschwindigkeit relativ zur sinusförmig rotierten VP konstant und ersetzte als realer, phi-optokinetischer Stimulus die visuo-motorische Sigma-Illusion. Wie in den vorhergehenden Experimenten wurden verschiedene Blitzfrequenzen durchgetestet:

(i) Wie Abb. 20 zeigt, fiel $\bar{v}_e$ des Phi-OKN bei Blitzfrequenzen unter 4/Sekunde deutlich unter den Verstärkungsfaktor 1. Diese Beobachtung gilt gleichermaßen für die stationäre VP (a) und für die sinusförmige Rotation der VP (b). $\bar{v}_e$ als Funktion von f_s war somit weitgehend unabhängig von der gleichzeitigen Durchführung einer VOR-Suppression.

(ii) Im Gegensatz zur Sigma-Stimulation war die VOR-Suppression für alle - und nicht nur für die hohen - Blitzfrequenzen während Fixation des x-förmigen Musters deutlich stärker als während Phi-OKN (Abb. 21).

(iii) Mit dem Fixationsmodus war die VOR-Suppression bei allen Blitzfrequenzen für das 63°-Muster besser als für die Sigma-Muster mit ihren wesentlich kleineren Perioden (Abb. 16). - Bei Blitzfrequenzen über 3/Sekunde war die VOR-Suppression während Sigma-OKN (kleine Perioden) schwächer als

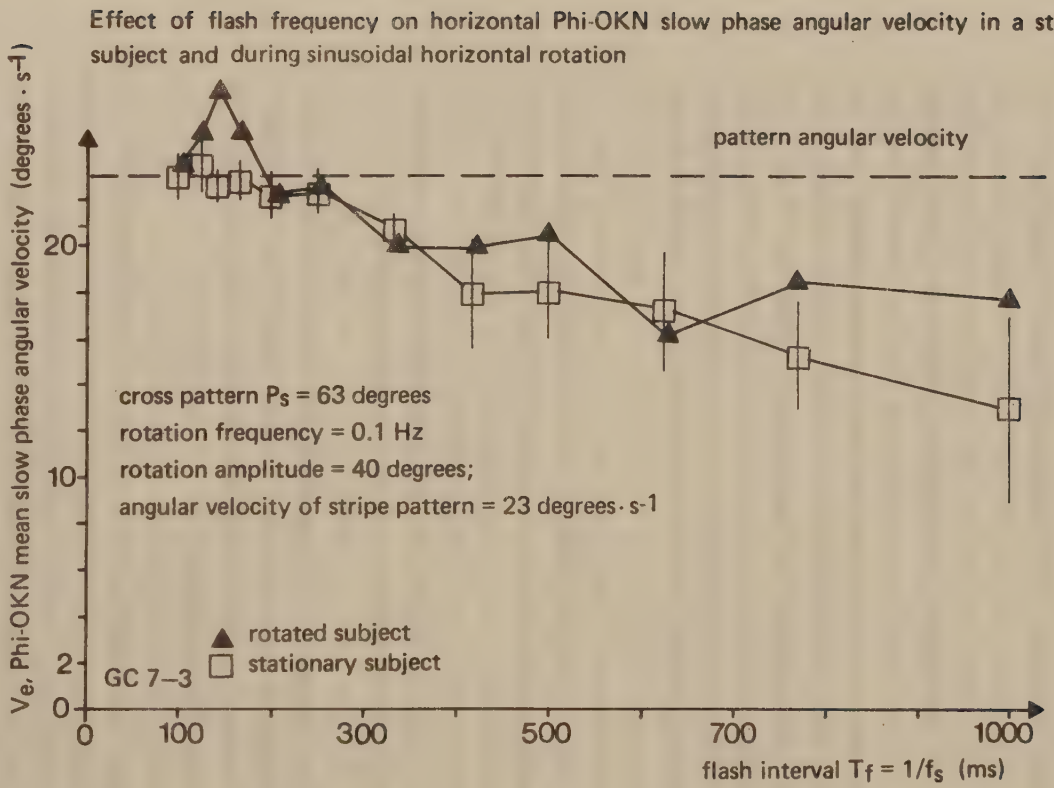


Abb. 20: Abhängigkeit der mittleren Augengeschwindigkeit langsamer Phi-OKN-Phasen vom Blitzintervall. Zu bemerken ist die Vergleichbarkeit der OKN-Leistungen bei stationärer und rotierter VP. Das optokinetische Stimulationsmuster bewegte sich stets konstant in Relation zur VP mit 23°/s nach rechts.

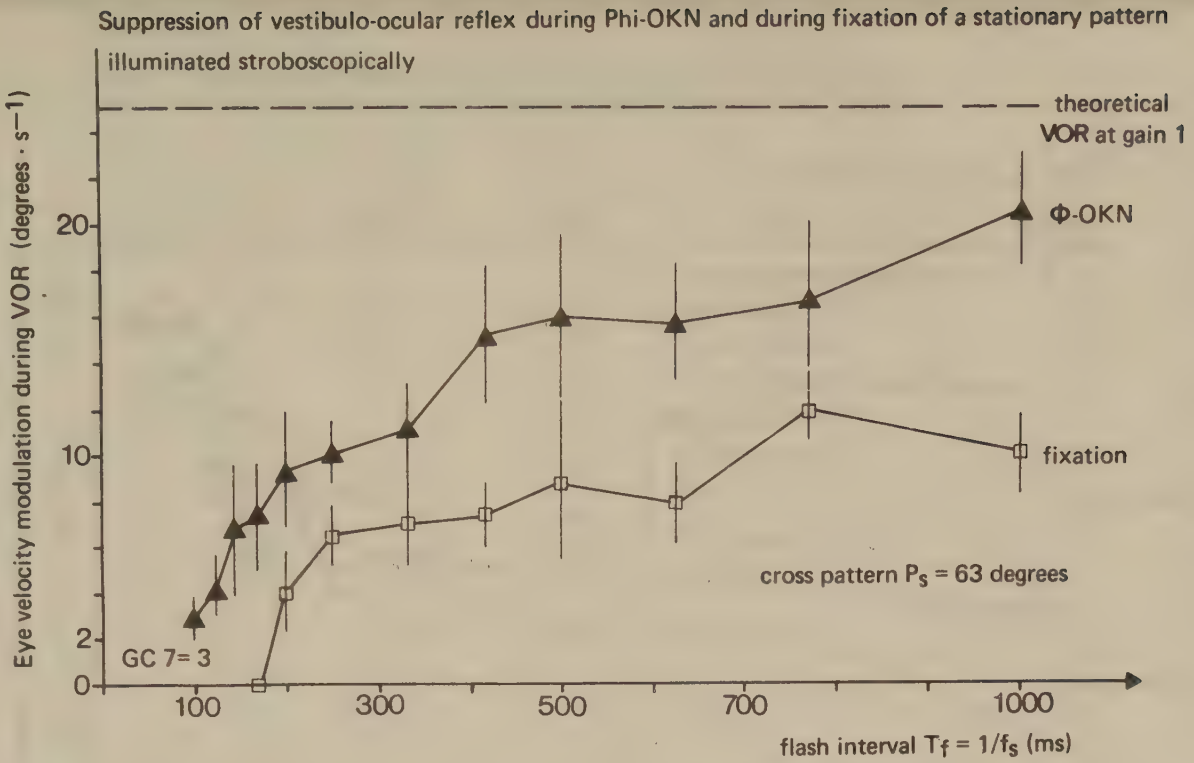


Abb. 21: Direkter Vergleich von VOR-Suppression während Phi-OKN und Fixation. Bei Verwendung eines großperiodigen Musters (P_S = 63°), das eine visuelle Verwechslung benachbarter Perioden verhinderte, war die Suppression über den gesamten getesteten Blitzfrequenzbereich während Fixation stets stärker als während OKN.

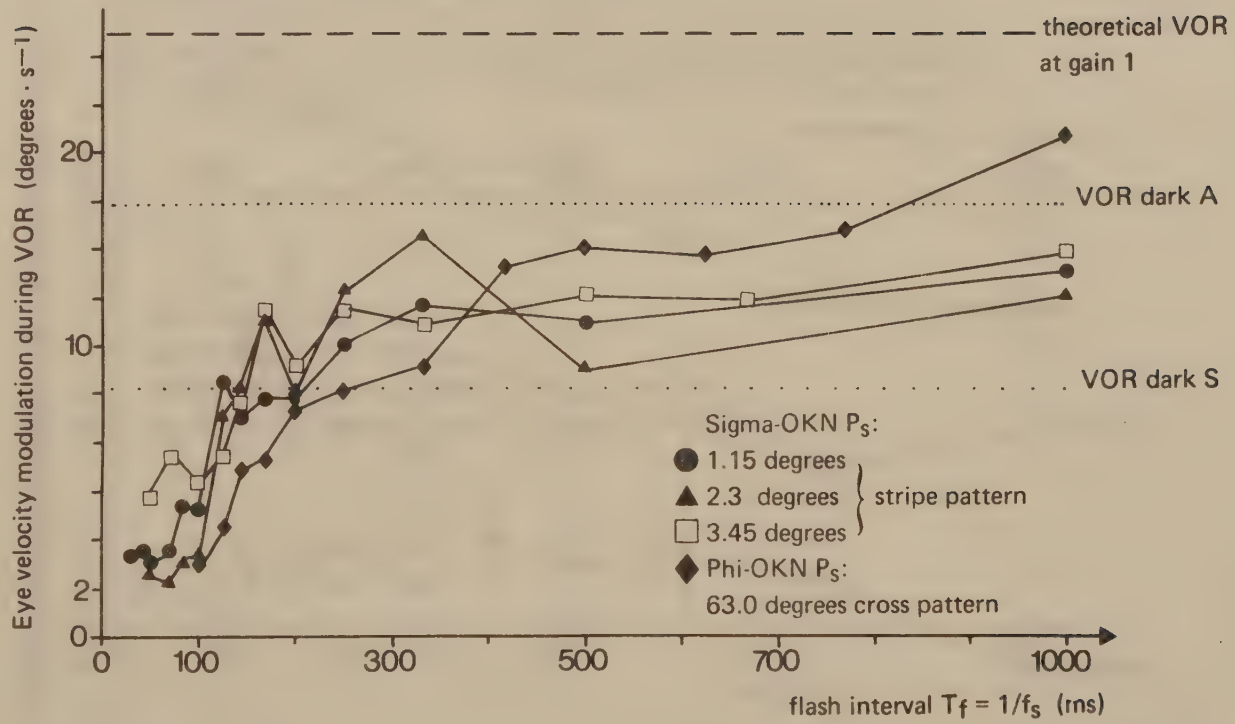


Abb. 22: OKN-Modus der VOR-Suppression (Legende vgl. Abb. 16); * entspricht einem VOR-Verstärkungsfaktor während 'OKN-Imitation' im Dunkeln (vgl. Abb. 25) (modifiziert nach CURIO and GRÜSSER, 1985).

während Phi-OKN (große Perioden); unter 3 Blitzen/Sekunde wurde eine umgekehrte Tendenz beobachtet (Abb. 22).

6. Unterdrückung des optokinetischen Nystagmus durch Fixation eines kleinen, stroboskopisch beleuchteten Zieles

In einem Kontrollexperiment wurden die möglichen Ähnlichkeiten bei der Unterdrückung von VOR und OKN durch Fixation eines stationären Zielpunktes untersucht. Die VP saß mit fixiertem Kopf 175 cm vor einer transparenten Projektionsleinwand und versuchte, einen intermittierend aufleuchtenden Punkt von 0.1° Durchmesser zu fixieren, der auf der Leinwand durch ein Projektionsstroboskop abgebildet wurde. Gleichzeitig wurde ein großes optokinetisches Muster (60x60 Winkelgrad^2), welches sich aus kontinuierlich sichtbaren, vertikalen hell-dunklen Streifen (Weite 1:1) mit einer Peride P_s = 6 Winkelgrad zusammensetzte, auf die Leinwand projiziert und mit einer konstanten Winkelgeschwindigkeit in horizontaler Richtung nach rechts oder links bewegt. MURPHY et al. (1975) fanden, daß

"under steady illumination slow oculomotor control of fixation shows only a small (below 6 percent) influence of background motion on drift-velocity".

Abb. 23 zeigt, daß die mittlere Augengeschwindigkeit langsamer OKN-Phasen (Geschwindigkeit des Stimulationsmusters 2.9°/Sekunde) eine Funktion der Blitzfrequenz f_s des Fixationszieles darstellt. Es ist offensichtlich, daß nur bei Blitzfrequenzen über 10/Sekunde die Suppression der unwillkürlichen, optokinetisch ausgelösten Augenbewegungen Werte über 70% erreichte. Mit abnehmender Frequenz wurde ein Verlust der Fixationsstabilität deutlich; bei Blitzfrequenzen unter 5/Sekunde wurde der optokinetische Reflex, der durch

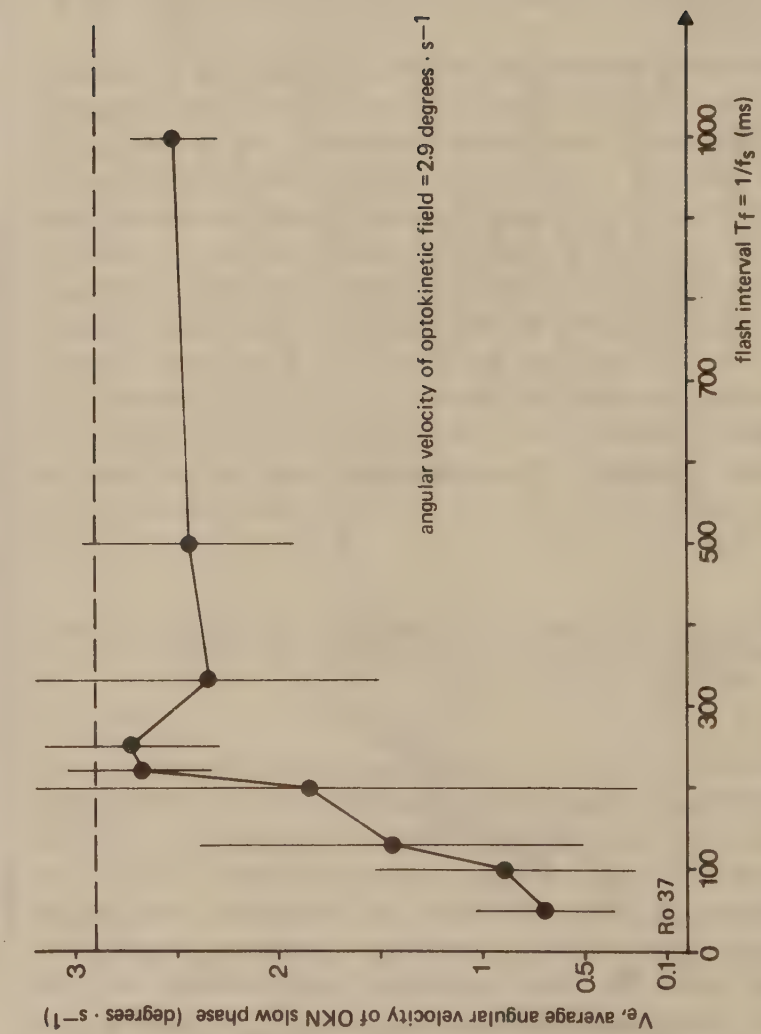


Abb. 23: Die Unterdrückung eines optokinetischen Reflexes mittels Fixation eines kleinen flickernden Lichtpunktes zeigt den größten Verlust an Fixationsstabilität in einem Blitzintervall-Bereich vergleichbar zu dem mit der größten Verschlechterung in der VOR-Suppression (CURIO and GRÜSSER, 1985).

das überaus effektive, großflächige optokinetische Streifenmuster ausgelöst wurde, nur sehr gering durch die Intention der VP unterdrückt, das stroboskopisch aufleuchtende Ziel zu fixieren.

Der wesentliche Abfall der visuellen Suppressionsleistung findet sich somit für den optokinetischen Reflex wie auch für den vestibulo-oculären Reflex in einem Blitzintervallbereich zwischen 100 und 250 ms.

7. Einfluß willentlicher, nicht-visueller VOR-Modulation

Es ist bekannt (BARR et al., 1976), daß die geistige Einstellung ("mental setting") der VP einzelne VOR-Parameter kritisch beeinflußt, dabei insbesondere auch den Verstärkungsfaktor der Augengeschwindigkeit. Es wurde daher dieselbe Gruppe von VPs auch bezüglich der Auswirkungen willentlicher, nicht-visueller VOR-Modulation in Dunkelheit unter drei verschiedenen Bedingungen getestet (bei einer Sinusrotation von 0.1 Hz $\pm$ 40°):

(i) Während der Durchführung von "mentaler Arithmetik" (Index "VOR dark A" in den Abb. 16 und 22) lag der mittlere VOR-Verstärkungsfaktor bei 0.71; individuell können die Werte zwischen 0.44 und 0.89 variieren (BARNES, 1982). Es wird angenommen, daß dies einen Schätzwert für eine intentional weitestgehend unmodulierte VOR-Aktivität in wachen, konzentrierten VPs darstellt.

(ii) Während des Versuches, ein als im Raum stationär vorgestelltes Ziel zu fixieren ("gain 1" in Abb. 24), stieg der mittlere VOR-Verstärkungsfaktor auf 0.81.

(iii) Wenn die VP versuchte, ein imaginäres Ziel, welches sich mit dem Rotationsstuhl bewegen sollte, zu fixieren und dadurch die VOR zu unterdrücken ("Suppression" in Abb. 24), fiel der VOR-Verstärkungsfaktor auf 0.41 (Index "VOR dark S" in den Abb. 16 und 22).

Der Unterschied zwischen den VOR-Leistungen während "mentaler Arithmetik" (0.71) und "Suppression" (0.41) repräsentiert die Reduktion des Verstärkungsfaktors, die allein durch eine spezifische Intention der VP ohne die Unterstützung durch visuelles feed-back erhalten werden konnte.

Die Verstärkungsfaktoren dieser beiden VOR-Zustände sind in den Abbildungen 16 und 22 wiedergegeben (punktierte Linien); offensichtlich führte ein stroboskopisch präsentiertes visuelles feed-back nur bei Blitzintervallen kürzer als 250 ms zu einer VOR-Suppression, die die schon rein willentlich (nicht-visuell) erreichbare Reduktion des Verstärkungsfaktors übertraf.

Der direkte Vergleich der Original-EOG-Messungen (Abb. 24) zeigt, daß "Suppression" den VOR zweifach beeinflußt Zum einen wird die oben diskutierte Reduktion des Verstärkungsfaktors der Augengeschwindigkeit deutlich, zum anderen wurde die Augenposition durch zahlreiche Rückstellsaccaden nahe einer Geradeausrichtung gehalten. Unter der Bedingung "Gain = 1" wurde der VOR-Verstärkungsfaktor - zumindest in dieser Gruppe von VPs - nur wenig angehoben; der "glatte" Verlauf der Augenpositionskurve reflektiert jedoch deutlich die Intention, ein einzelnes, erdstationäres Ziel zu fixieren.

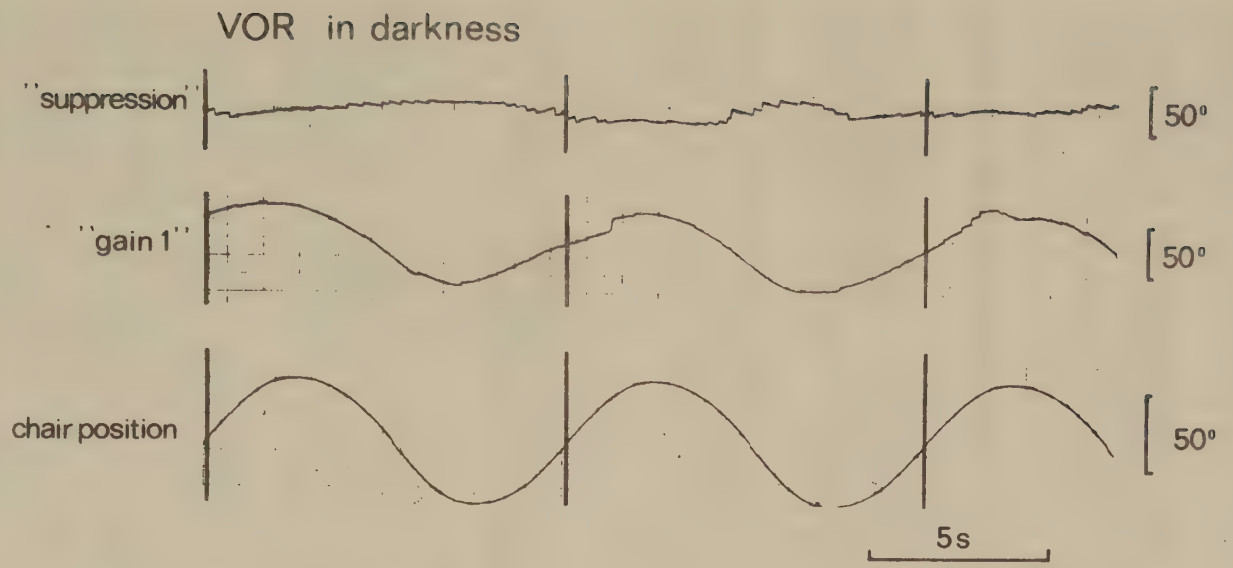


Abb. 24: Willentliche, nicht-visuelle VOR-Modulation. Die oberen beiden Spuren zeigen das horizontale EOG (oben = rechts) während Stuhlrotation im Dunkeln (unterste Spur; oben = links; 0.1 Hz ± 40° Sinusrotation). Fixierte die VP ein als mit dem Stuhl rotierend vorgestelltes Ziel, lag der mittlere VOR-Verstärkungsfaktor bei 0.41 ("Suppression"); er stieg auf 0.81, wenn die Fixation auf ein als erdstationär vorgestelltes Ziel gerichtet wurde ("gain 1"). In Vorversuchen wurde bei dieser Gruppe von VPs ein mittlerer VOR-Verstärkungsfaktor während mentaler Arithmetik von 0.71 gefunden.

IV. DISKUSSION

Im Rahmen dieser zusammenfassenden Diskussion sollen die Folgerungen aus einzelnen Ergebnissen gesondert erörtert und in Bezug zur relevanten Literatur diskutiert werden, insbesondere in Hinsicht auf

- die neurophysiologischen Grundlagen einer VOR-Suppression unter stroboskopischer Beleuchtung,
- unterschiedliche Auswirkungen der Fixation entweder eines einzelnen Zielpunktes oder eines Großfeldmusters auf das oculomotorische Ausgangssignal und das Antwortverhalten zentral-vestibulärer Neurone,
- eine mögliche Unterscheidung zwischen Fixation und Folgebewegung mit Null-Geschwindigkeit sowie
- eine Beteiligung des Folgebewegungssystems bei der 'Antagonisierung' des VOR.

1. Blickgeschwindigkeit und Bewegungssehen im extrapersonalen Raum als Bezugsgrößen für Sigma-Phänomene

Wurde ein Sigma-OKN mit einer Stimulation der horizontalen Bogengänge bei mäßiger Acceleration (unter 40°/Sekunde^2) kombiniert, so korrelierte die wahrgenommene Geschwindigkeit der Sigma-Bewegung (v_p) nicht mit der nahezu konstanten Augenwinkelgeschwindigkeit (v_e) der langsamen Sigma-OKN-Phase (Gl. (5)), sondern war eng an die Blickgeschwindigkeit (v_g) gebunden (Gl. (6)). Dies gilt sowohl für kurzzeitige horizontale Rotation (Abschnitt (1) der Ergebnisse) wie auch fürdie Überlagerung von Sigma-OKN und sinusförmiger horizontaler Rotation (Abschnitt (4)). Diese Beobachtungen bestätigen die Feststellung (s. Abschnitt B1), daß das Sigma-Phänomen primär auf Blick- und nicht auf Augenbewegung bezogen ist: v_p korrespondierte zu v_g - zumindest solange ein die Kopfgeschwin-

digkeit im Raum repräsentierendes vestibuläres Signal vorhanden war. Wenn die Erregung der Bogengangsreceptoren nach längerer Rotation mit konstanter Geschwindigkeit abgeklungen war, entsprach die wahrgenommene Geschwindigkeit der Zylinderbewegung wiederum v_e (gemäß Gl. (5)). Unter allen Versuchsbedingungen bezogen die VPs dabei die Sigma-Bewegung spontan auf Koordinaten des extrapersonalen Raumes und nicht auf ein egozentrisches Koordinatensystem.

2. Wechsel des "Innervationsempfindens" bei Generierung glatter Augenbewegungen: Blickfolgeimpuls versus vestibulookuläre Induzierung

Obwohl die Augengeschwindigkeit bei einer optimalen VOR-Suppression nahezu konstant war, korrelierten diese langsamen Sigma-OKN-Phasen mit variierenden Empfindungen in Bezug auf die "Anstrengung", einen Sigma-OKN aufrechtzuerhalten. Insbesondere wurde dies deutlich bei den Kurzzeitbeschleunigungsexperimenten (Abschnitt (1)) wie auch bei der Überlagerung von Sigma-OKN und längerer Sinusrotation (Abschnitt (4)). Wenn die langsamen Phasen von VOR und Sigma-OKN in dieselbe Richtung liefen und die Blickgeschwindigkeit (Augenbewegung relativ zum extrapersonalen Raum) nahe 0 war, d.h. die Augenbewegung war im wesentlichen auf den VOR zurückzuführen, dann fühlten sich die Augenbewegungen wie mit nahezu "anstrengungsloser Leichtigkeit" durchgeführt an. Umgekehrt, wenn der VOR für kurze Zeit die Augen in Gegenrichtung zur langsamen Phase des Sigma-OKN trieb, wurde eine verstärkte Anstrengung, den Sigma-OKN aufrechtzuerhalten, wahrgenommen. Auch diese Beobachtungen stützen das Modell (vgl. auch COLLEWIJN et al., 1981), daß das Motorkontrollsignal innerhalb des zentralen Nervensystems für die Ansteuerung der Okulomotorik primär nicht ein Augengeschwindigkeitssignal (d.h. egozentrisch skaliert), sondern vielmehr ein Blickgeschwindigkeitssignal ist,

auf das sich die Wahrnehmung direkt beziehen läßt und das gleichzeitig als primäre Schablone für eine Efferenzkopie verwendet werden kann. - Konsequenterweise sollte auch bei im Raum bewegungslosem Kopf jegliche Augengeschwindigkeit stets als Blickgeschwindigkeit angesehen werden.

3. Antwortverhalten visuell-afferenter Neurone als Grundlage der Effizienzbegrenzung einer VOR-Suppression unter stroboskopischer Beleuchtung

Der VOR kann durch aufmerksame Fixation eines kontinuierlich sichtbaren, relativ zur VP stationären oder sich bewegenden Zieles unterdrückt werden. Zur Erklärung dieser Suppression kann man annehmen, daß vom visuellen Cortex ausgehende Signale einen inhibierenden Einfluß auf vestibuläre Kerne oder Relaiskerne zwischen vestibulären Kernen und motorischen Zentren des Hirnstammes ausüben können (Überblick s. PRECHT, 1979). Die in den Abschnitten (3), (4) und (5) beschriebenen Daten weisen darauf hin, daß die Effizienz der VOR-Suppression in grob gesehen ähnlicherweise von der Blitzfrequenz abhing, unabhängig davon, ob der OKN durch Phi-Stimulation oder das Sigma-Paradigma ausgelöst wurde oder ob die VP ein relativ zu ihr stationäres Muster zu fixieren versuchte. Offensichtlich wurde ein jeweiliges Optimum der VOR-Suppression nur erhalten, wenn die Blitzfrequenz über 10/Sekunde lag. Je weiter die Blitzfrequenz unter 10/Sekunde abfiel, desto geringer wurde die VOR-Suppression. Man kann annehmen, daß das "neuronale Bild" eines stroboskopisch beleuchteten Musters oder Fixationszieles nur bei Blitzfrequenzen über 8-10/Sekunde eine zeitliche Stabilität erreicht, die einem kontinuierlich beleuchteten Muster vergleichbar ist.

In der Tat wurde unter stroboskopischer Beleuchtung eine geschwindigkeitsabhängige Antwort in bewegungsdetektierenden

Neuronen auf retinaler (GRÜSSER-CORNEHLS, 1968), colliculärer (OUTERBRIDGE et al., 1977) und corticaler Ebene gefunden (van de GRIND et al., 1973). Somit konnte das neurophysiologische Korrelat des psychophysischen Phänomenes Phi-Bewegung (WERTHEIMER, 1912) in den neuronalen Strukturen nachgewiesen werden, in denen normalerweise die Verarbeitung von Realbewegungen abläuft und die die visuelle Geschwindigkeitsinformation als feed-back für die Generierung und Aufrechterhaltung von Folgebewegungen und langsamen OKN-Phasen zur Verfügung stellen.

Senkung der Blitzfrequenz verschlechtert die neuronale Antwort. Entsprechend sind auch Phi-OKN-Verstärkungsfaktor (BEHRENS et al., 1979; vgl. auch Abb. 20) und ebenso die Zeitsumme des Auftretens von OKN unter Phi-Stimulation (WOLFE et al., 1981) monoton von der Blitzfrequenz abhängig: Beide Parameter nehmen zwischen 3 und 10 Blitze/s näherungsweise linear zu; über 15 Blitze/s verhalten sie sich wie unter kontinuierlicher Beleuchtung.

Die visuelle Suppression des VOR war in vergleichbarem Maße gegenüber einer stroboskopischen Degradation des retinalen Geschwindigkeits-feed-back hochempfindlich und verschlechterte sich näherungsweise monoton mit Blitzintervallen länger als 100 ms. Dieser Frequenzeffekt ist somit nicht als Eigenheit speziell visuell-vestibulärer Interaktion anzusehen, sondern dürfte für die signalverarbeitenden Eigenschaften des visuellen Systems auf einem Niveau vor der Interaktion visueller und vestibulärer Signale charakteristisch sein. Diese Interpretation wird dadurch gestützt (Abschnitt (6)), daß auch die Suppression eines optokinetischen Reflexes mittels Fixation eines kleinen stroboskopisch aufleuchtenden Fixationszieles von der Blitzfrequenz in ähnlicher Weise wie die VOR-Suppression abhängt.

Man kann somit annehmen, daß "visuelle Suppressionssignale" nach einer Verarbeitungsstufe visueller Afferenzen mit niedriger zeitlicher Fusionsfrequenz zum oculomotorischen und/oder vestibulären System abgezweigt werden. Neuronale Systeme mit zeitlich niederfrequentem Übertragungsverhalten wurden im visuellen System der Katze (van de GRIND et al., 1973) erst weit zentral in den areae 17 und 18 des visuellen Cortex gefunden. Ergebnisse aus der Psychophysik des visuellen Systems ("Gestaltfusionsfrequenz" bei van de GRIND et al., 1973; "Alpha-Streifen" bei ADLER and GRÜSSER, 1979; KOENDERINGK and van DOORN, 1980) lassen auch beim Menschen das Vorliegen zentral-visueller Prozesse jenseits von Retina und corpus geniculatum laterale vermuten, die ihre Frequenzobergrenze für zeitliche Signalauflösung zwischen 5 und 10 Hz haben.

Visuelle Suppressionssignale werden somit wahrscheinlich erst in den visuellen Cortices verarbeitet, bevor sie in den weiteren Prozess visuell-vestibulärer Interaktion eingegeben werden. Dies würde die funktionelle Wertigkeit direkter subkortikaler Verbindungen von der Retina zu den vestibulären Kernen (HOFFMANN and SCHOPMANN, 1975; COLLEWIJN, 1975; PRECHT, 1978) beim Menschen relativieren; parallel hierzu stützen klinische Studien die Annahme einer entscheidenden Beteiligung kortikal, insbesondere dorsoparietal lokalisierter Neurone bei der visuellen VOR-Suppression des Menschen (SHARPE and LO, 1981; TAKEMORI et al., 1981).

4. Antwortverhalten zentral-vestibulärer Neurone während visueller VOR-Suppression

(a) "Foveale" versus "optokinetische" Reizung

Der wesentliche Verlust an VOR-Suppression trat bei Blitzintervallen zwischen 100 und 300 ms auf. Dieses Ergebnis wurde

mit einem Großfeldmuster erhalten und ist den Resultaten einer neueren Studie prinzipiell vergleichbar, die zur visuellen VOR-Suppression einen kleinen stroboskopisch blitzenden Fixationspunkt benutzte (BARNES, 1982; BARNES and EDGE, 1983a). Dabei wurden die Augenbewegungen auch bei kontinuierlicher Beleuchtung nie vollständig unterdrückt, wie es in dem hier verwendeten Fixations-Suppressionsbeispiel der Fall war; der schwächste vestibuläre Reiz in jener Studie lag jedoch deutlich außerhalb des Bereiches, innerhalb dessen eine komplette Fixations-Suppression unter optimaler Beleuchtung überhaupt erreichbar ist (vgl. DICHGANS et al., 1978).

Unabhängig von dieser methodischen Einschränkung ist festzuhalten, daß Neurone der vestibulären Kerne in der Tat unterschiedlich auf VOR-Suppression mittels eines einzelnen Punktes (in BÜTTNER and BUETTNER (1979) "fixational suppression" genannt) oder mittels eines Großfeld-Streifenmusters reagieren (in WAESPE and HENN (1978) "conflict stimulation" genannt):

"Both kinds of nystagmus suppression shortened the time constants of neuronal activity (conflicting stimulation being more effective than fixation suppression), but whereas peak neuronal activity during fixation suppression was not much different from the response during nystagmus, visual-vestibular conflict considerably attenuated peak neuronal activity".

Es scheint somit für das Antwortverhalten von Neuronen der vestibulären Kerne ein zusätzlicher, inhibierender Einfluß der retinalen Peripherie vorzuliegen.
In einer klinischen Studie untersuchten CHAMBERS and GRESTY (1982) den Einfluß von Fixation eines Punktzieles und von optokinetischer Stimulation auf die VOR-Suppression; ihre Ergebnisse zeigen, daß
(i) bei gesunden Probanden die VOR-Suppression leicht verbessert wurde, wenn das Fixationsziel sich gegen einen raumstationären Hintergrund bewegte; möglicherweise ist dieser Ef-

fekt auf eine verbesserte Abschätzung der Objektgeschwindigkeit relativ zum extrapersonalen Raum und eine dadurch ermöglichte Präzisierung eines Blickfolgekommandos zurückzuführen.
(ii) und daß optokinetische Signale für eine VOR-Suppression wahrscheinlich nicht genutzt werden, was insbesondere bei einem Patienten mit rechtsparietalem Infarkt deutlich wurde, der bei unidirektional erhaltenem OKN ein bidirektionales Defizit für eine VOR-Suppression aufwies.

Zusammengenommen scheint die visuelle VOR-Suppression in Bezug auf das oculomotorische Ausgangssignal also im wesentlichen unabhängig von einer optokinetischen Stimulation der retinalen Peripherie zu arbeiten und sich weitestgehend auf die Mechanismen fovealer Folgebewegungen zu stützen (vgl. auch BARNES, 1982); in einigen Parametern der neuronalen Antwort in den vestibulären Kernen spiegelt sich eine zusätzliche optokinetische Information wieder, die, wenn nicht für die einfache, "schnelle" visuell-vestibuläre Interaktion, so doch eventuell für adaptive Langzeitprozesse oder optokinetisch/vestibuläre Nacheffekte von Bedeutung sein könnte.

(b) Implikationen der neuronalen Suppressionscharakteristika für vestibulo-corticale und vestibulo-oculäre Projektionen

JÄGER et al. (1981) zeigten, daß allein das Auftreten oder Fehlen eines Nystagmus keine Änderung neuronaler Zeitkonstanten in den vestibulären Kernen bewirkt, da diese auch bei durch Läsionen in der paramedianen pontinen reticulären Formation (PPRF) verursachten horizontalen Blicklähmungen unverändert bleiben. Während einer VOR-Suppression wird die neuronale Aktivität in den vestibulären Kernen also nicht direkt durch die Abwesenheit eines Nystagmus beeinflußt, sondern ist vermutlich an den Prozeß der visuellen Suppression selbst gebunden.

Die bei Suppression beobachteten Änderungen der neuronalen Antwort in den vestibulären Kernen stehen im Einklang mit einer weitreichenden Dissoziierbarkeit von (unveränderter) Eigendrehempfindung und (Vorliegen bzw. Abwesenheit von) Nystagmus beim Menschen (WAESPE et al., 1980); in den vestibulären Kernen zeigen (ohnehin nur) ca. 50% der Neurone zusätzlich zum vestibulären Signal eine augenbewegungsbezogene Modulation, welche auf thalamischer und corticaler Ebene nicht nachzuweisen ist; dies deutet darauf hin, daß die aufsteigenden vestibulo-corticalen Verbindungen nicht direkt am VOR und dessen Suppression beteiligt oder hierdurch beeinflußt sind (BÜTTNER and BUETTNER, 1978).

Bemerkenswerterweise ist die neuronale Antwort in den vestibulären Kernen auch bei totaler Suppression des Nystagmus nur abgeschwächt und keinesfalls völlig aufgehoben. BÜTTNER and BUETTNER (1978) schlossen daraus, daß

"at least for those neurons projecting to the oculomotor system this remaining vestibular modulation has to be cancelled, which requires additional information processing between vestibular and the oculomotor nuclei".

Auf der Ebene der vestibulären Kerne finden daher Konzepte zur Suppressionsgenerierung, daß der "VOR-gain had been preset by instructions through the subject" (BARR et al., 1976) keine ausreichende Bestätigung.

5. Beziehungen des Blickfolgesystems zur Generierung eines VOR-Suppressionssignals

Wenn bei Patienten mit verschiedenen zentralnervösen Läsionen Blickfolgebewegungen beeinträchtigt sind, kann der Grad dieser Störung ohne deutliche Korrelation zum Grad einer Sup-

pressionsbeeinträchtigung variieren (HOOD and KORRES, 1979; DICHGANS et al., 1978). Gezielte klinische Studien (CHAMBERS and GRESTY, 1982) fanden jedoch, daß "the degree of impairment of fixation suppression was proportional to the pursuit deficit", und führten zusammen mit weiteren Arbeiten über die zahlreichen Beziehungen zwischen Folgebewegungen und "VOR-cancellation" zur Annahme, daß beide zumindest in großen Teilen über dieselben neuronalen Verbindungen ablaufen (vgl. COLLEWIJN et al., 1981):

So schaltet eine Cerebellektomie beim Menschen sowohl Folgebewegungen wie auch visuelle VOR-Suppression aus (ESTANOL et al., 1979). In einer Studie über VOR-Modulation nach cerebraler Hemidecortikation (d.h. Hemisphärektomie unter Belassung der Basalganglien) fanden SHARPE and LO (1981), daß "one hemisphere regulates ipsilateral smooth eye movements that achieve voluntary and visual control of VOR". TAKEMORI et al. (1979) fanden in klinischen Studien eine Reduktion bzw. auch völlige Ausschaltung der visuellen Suppression eines kalorischen Nystagmus bei Hirnläsionen im dorsoposterioren Anteil des Parietallappens. In Einzelzellableitungen fanden KAWANO et al. (1980) visuelle Folgebewegungsneurone "in the anterior bank of superior temporal sulcus in the postero-lateral part of the inferior parietal lobule"; die meisten dieser Neurone antworteten additiv auch auf Kopfrotationen mit derselben Vorzugsrichtung wie für Augenfolgebewegungen und könnten somit an der Kontrolle visueller Folgebewegungen während koordinierter Bewegungen von Augen und Kopf beteiligt sein.

BOCK's Daten (1982) hingegen scheinen darauf hinzudeuten, daß abhängig von der Rotationsfrequenz, "interaction of smooth pursuit and VOR is governed by a switch". Auch BARNES and EDGE (1983) beschreiben nicht-lineare Effekte bei visueller VOR-Suppression: "The degree of suppression was much less during the high velocity periods of the waveform than when the

head velocity was low" und interpretieren dies über einen "decrease in gain of visual feed-back as a function of increasing image velocity error on the retina". Somit jedoch könnten derartige Nicht-Linearitäten der VOR-Suppression auf eine vergleichbare Beziehung zwischen Augenbeschleunigung und retinaler Bildgeschwindigkeit während fovealer Folgebewegungen zurückgeführt werden, wie sie von LISBERGER et al. (1981) bei Primaten nachgewiesen wurde.

ROBINSON (1981) stellte Hinweise dafür zusammen, daß die"VOR-cancellation" zumindest nicht durch das Folgebewegungssystem allein erreicht wird, betonte dabei Unterschiede zwischen VOR-cancellation und Augenfolgebewegungen und argumentierte, daß

"the pursuit system might only correct the residual errors between target and head but is not required to overcome the VOR induced by planned or predictable head movements".

Da die Sinusrotation in der vorliegenden Studie einen vorhersagbaren Reiz darstellt, scheint jenes - hypothetische - "non-visual non-pursuit cancellation signal" die VOR-Suppressionsleistung zumindest nicht über den Blitzintervallbereich hinaus ausdehnen zu können, der für die oben diskutierte Leistungsgrenze des visuell-afferenten Systems, z.B. in Form der "visuellen Gestaltfusionsfrequenz" (van de GRIND et al., 1973), charakteristisch ist.* Die von ROBINSON (1981) beschriebenen Unterschiede zwischen "VOR-cancellation" und Augenfolgebewegungen könnten ihre Erklärung darin finden, daß

* Es ist jedoch anzufügen, daß einem Experimentalbericht zufolge unter einer stroboskopischen Beleuchtung von sogar nur 2 Blitze/Sekunde eine Richtungsumkehr von Folgebewegungen während Rotation mit Sicht durch Umkehrbrillen auftreten soll (MANDL and MELVILL-JONES, 1979).

- wie hier vorgeschlagen - Blickfolgesignale die "VOR-cancellation" bewirken. Die Leistungsparameter von Blick- und Augenfolgesystem müssen nun keineswegs a priori identisch sein: So könnte beispielsweise die Verarbeitung eines Blickfolgesignals in oculomotorischen Kerngebieten nicht-linear erfolgen, etwa mit einer 'Sättigungscharakteristik' in Form einer oberen Grenzgeschwindigkeit für glatte Augenfolgebewegungen.

Zusammenfassend scheint somit das Blickfolgebewegungssystem (seine Sensitivität gegenüber stroboskopischer Beleuchtung) verantwortlich zu sein für den Hauptteil der VOR-Suppression (und deren Abhängigkeit gegenüber einem zeitlich intermittierend verfügbaren, visuellen Eingangssignal).

6. Suppressionsmodus (Fixation versus OKN) als ein Parameter visuell-vestibulärer Interaktion

Die Ergebnisse der Suppressionsexperimente (3) - (5) weisen darauf hin, daß die VOR-Suppression nicht nur von der Blitzfrequenz f_s, sondern auch von der Musterperiodizität P_s und insbesondere vom Suppressionsmodus abhängt.

Bei Testung mit dem größerperiodigen Kreuzmuster (P_s = 63°) war die VOR-Suppression während Fixation deutlich der Suppression während (Phi-)OKN über den ganzen Blitzfrequenzbereich hin überlegen. In der Regel ergab sich für den Fixationsmodus bei höheren Blitzfrequenzen (über 5/Sekunde) eine in EOG-Messungen vollständige VOR-Suppression; bei den wesentlich kleinerperiodigen Sigma-Mustern (1.15° - 3.45°) war die Grenzfrequenz hierfür zu höheren Werten (um 10/Sekunde) verschoben. Mit den in dieser Studie verwandten Rotationsparametern blieb andererseits die Suppression während OKN (Sigma oder Phi) auch bei höheren Blitzfrequenzen (bis 30/Sekunde) stets inkomplett.

Da sich das Sigma-Muster mit dem Kopf mitbewegte, würde für den Fall einer vollständigen VOR-Suppression ein Sigma-OKN mit unmodulierter Augengeschwindigkeit zu erwarten sein. In der Tat erfüllt die mittlere Geschwindigkeit der langsamen Phase ($\bar{v}_e$) näherungsweise Gl. (1), war jedoch - auch bei hohen Blitzfrequenzen - stets sinusförmig durch restliche, nicht-supprimierte VOR-Aktivität moduliert (Abb. 22). In Studien mit kontinuierlicher Beleuchtung des optokinetischen Musters ("f_s gegen unendlich"; vgl. LAU et al., 1978; JENKINS et al., 1979; TAKAHASHI et al., 1980) variierte gleichfalls die mittlere Augengeschwindigkeit nicht. Je größer jedoch die Amplitude der vestibulären Stimulation, desto größer waren auch die Maxima der sinusförmigen Modulation von $\bar{v}_e$; JENKINS et al. (1979) fanden einen Verstärkungsfaktor dieses residuellen VORs von 0.12 $\pm$ 0.02. Abb. 22 zeigt, daß für Blitzintervalle kürzer als 100 ms die nicht-supprimierte VOR-Aktivität während Sigma- oder Phi-Stimulation einen vergleichbaren Wert annahm, die OKN-Paradigma mit stroboskopischer Stimulation also bei steigenden Blitzfrequenzen kontinuierlich zu Ergebnissen wie unter "natürlicher" Beleuchtung übergehen.

Es erhebt sich die Frage, ob jeder dieser beiden Suppressionsmodi eine Kategorie eigener Qualität darstellt oder ob der Fixationsmodus lediglich als Nullpunkt innerhalb eines Kontinuums von Augengeschwindigkeiten langsamer OKN-Phasen anzusehen ist:
Gemäß Gl. (1) hängt die mittlere Geschwindigkeit $\bar{v}_e$ der langsamen Sigma-OKN-Phase proportional von P_s ab; Abb. 19D zeigt ferner, daß dies näherungsweise auch während VOR-Suppression der Fall ist. Die Effizienz einer VOR-Suppression während OKN variierte nun jedoch nicht systematisch mit dem Parameter Musterperiodizität (Abb. 22). Der Unterschied zwischen Fixations- und OKN-Modus in der VOR-Suppression ist somit nicht auf die zu P_s proportionale mittlere Geschwindigkeit der langsamen OKN-Phase zurückzuführen. Dieses Ergebnis

kann daher als Hinweis darauf genommen werden, daß Fixation nicht lediglich eine Folgebewegung mit Nullgeschwindigkeit darstellt - ein Konzept, über das z.Zt. noch eine Kontroverse in der Literatur besteht (vgl. auch FUCHS and BECKER, 1981):

Vergleicht man z.B. die VOR-Suppressionen, die durch Fixation eines Einzelzielpunktes erreicht werden, der sich entweder mit dem Kopf (fixation-suppression) oder in Phase mit dem Kopf, aber zweimal so schnell bewegt (pursuit-suppression), so zeigen die Suppressionsleistungen durchaus einen gewissen Grad gegenseitiger Korrelation (TAKAHASHI et al., 1980). ROBINSON (1965) andererseits zeigte in Experimenten mit verstärktem negativem feed-back, daß nur für Folgebewegungsversuche, nicht jedoch während Fixationsversuchen Oscillationen auftraten. Wurden Katzen von Geburt an unter stroboskopischer Beleuchtung mit 8 Hz aufgezogen (CONWAY et al., 1981), so entwickelten sie normale Folgebewegungen, zeigten jedoch schwere Störungen der Fixation. Läsionen (ESTANOL et al., 1979) oder degenerative Erkrankungen des Kleinhirns (AVANZINI et al., 1979) bewirken keinesfalls regelhaft eine gleichzeitige Störung von Fixationsstabilität und Folgebewegungen. LAU et al. (1978) schlugen zwar in ihrem linearen Modell für visuell-vestibuläre Interaktion vor, daß die Sinusmodulation der mittleren Geschwindigkeit der langsamen Phasen durch "ungelöschte" VOR-Aktivität dieselbe für Suppression durch Fixation und OKN sein sollten, und beschrieben eine enge Entsprechung zwischen Voraussage ihres Modells ($g = 0.17$) und experimentellen Ergebnissen (Fixationssuppression $g = 0.06 \pm 0.02$; OKN-Suppression $g = 0.15 \pm 0.06$); jedoch auch in ihrer Gruppe von VPs war offensichtlich die Suppression durch Fixation zumindest tendenziell effektiver als die durch OKN.

Alle diese Ergebnisse können als Hinweise darauf genommen werden, daß Fixation und Folgebewegungen durch zumindest in Teilen unterschiedliche neuronale Systeme vermittelt werden

und daß eine derartige Trennung - wie durch die Ergebnisse dieser Studie nahegelegt - auch Auswirkungen auf die VOR-Suppression haben kann.

Es ist hervorzuheben, daß nur bei Verwendung des großperiodigen Musters, welches keine Gelegenheit zur visuellen Verwechslung benachbarter Perioden gab, die VOR-Suppression bei Fixation während längerer Blitzintervalle (über 250 ms) stets stärker war als bei OKN und sich dem Niveau der willentlichen, nicht-visuellen Reduktion des VOR-Verstärkungsfaktors (VOR dark S in Abb. 16) annäherte. Mit den kleineren Perioden des Sigma-Musters hingegen wurde die VOR-Suppressionsleistung während Fixation deutlich schlechter als während OKN, wenn die Blitzintervalle 150-250 ms überschritten; je größer P_s, das heißt, je geringer die Wahrscheinlichkeit für visuelle Verwechslung, desto größer war auch dieses Grenz-Blitzintervall (vgl. Kreuzungspunkte der Kurven in den Abb. 19A-C). Die Suppressionsleistung während Fixation fiel sogar unter das Niveau der willentlichen, nicht-visuellen Reduktion des VOR-Verstärkungsfaktors (VOR dark S in Abb. 16) und näherte sich den während mentaler Arithmetik im Dunkeln erhaltenen Werten (VOR dark A). Wahrscheinlich ermöglichten die kleinperiodigen Muster das Auftreten "visueller Konfusion" (Verwechslungen benachbarter Perioden), welche unter stroboskopischer Beleuchtung ein positives visuelles feed-back in Form eines raumstabil erscheinenden Musters hervorrufen könnte; eine nähere Inspektion der Originalaufzeichnungen scheint ein Maximum für diesen Effekt bei 3 Blitzen/Sekunde anzudeuten. Positives visuelles feed-back verbessert den VOR-Verstärkungsfaktor (YASUI and YOUNG, 1975) und könnte somit zu einer Verschlechterung der Bemühung führen, den VOR zu supprimieren.

Bemerkenswerterweise ist dieser "störende" Einfluß der Musterperiodizität nicht bei VOR-Suppression während OKN nachzuweisen (vgl. Abb. 22), obwohl dieselben Streifenmuster für

Fixations- und OKN-Versuche verwendet wurden. Somit könnte bei diesem kritischen Parameter-Arrangement deutlich werden, daß konzentriert durchgeführte Augenfolgebewegungen per se eine zusätzliche Komponente zur VOR-Suppression beisteuern, die die Suppression gegenüber Destabilisation des visuellen feed-back widerstandsfähiger macht.

Die Effizienz der VOR-Suppression während eines OKN (Sigma oder Phi) ist also durch die Musterperiodizität weitgehend unbeeinflußt; andererseits ist sie jedoch für Blitzintervalle länger als 300 ms schlechter als bei willentlicher, nicht-visueller VOR-Unterdrückung in Dunkelheit (VOR-SUP in Abb. 22). Diesbezüglich ist jedoch zu berücksichtigen, daß auch bei niedrigen Blitzfrequenzen ein Sigma- bzw. Phi-OKN weiterläuft (s. Abb. 19D und 20), d.h. man vergleicht eine VOR-Suppressionsleistung während eines OKN mit einer solchen während einer "nicht-visuellen Fixation", nämlich mit einer Suppression durch Visualisation eines imaginären, relativ zum Kopf unbeweglichen Zieles (BARR et al., 1976; SHARPE and LO, 1981). Eine der VPs war in der Lage, in Dunkelheit nicht nur ein kopfstabiles Fixationsziel zur Suppression des VOR zu imaginieren, sondern in Dunkelheit einen OKN sowohl ohne als auch während vestibulärer Reizung zu imitieren (Abb. 25): Wurde während einer 0.1 Hz $\pm$ 40° Sinusrotation ein OKN imitiert (v_e = 34.7 Grad/s), so reduzierte die VP ihren VOR-Verstärkungsfaktor dabei bis auf 0.57; in der Tat liegt dieser (Sternzeichen * in Abb. 22) innerhalb des Bereiches, der für VOR-Suppression durch OKN unter stroboskopischer Beleuchtung für Blitzintervalle länger als 300 ms experimentell gefunden wurde. Somit nimmt die VOR-Suppressionseffizienz unter stroboskopischer Beleuchtung für den OKN-Modus wie auch für den Fixations-Modus (nach Ausschaltung spezifischer Störeinflüsse durch Verwendung eines großperiodigen Musters) mit abnehmender Blitzfrequenz monoton jeweils bis zu dem Niveau ab, welches für den entsprechenden Modus bei Testung in Dunkelheit

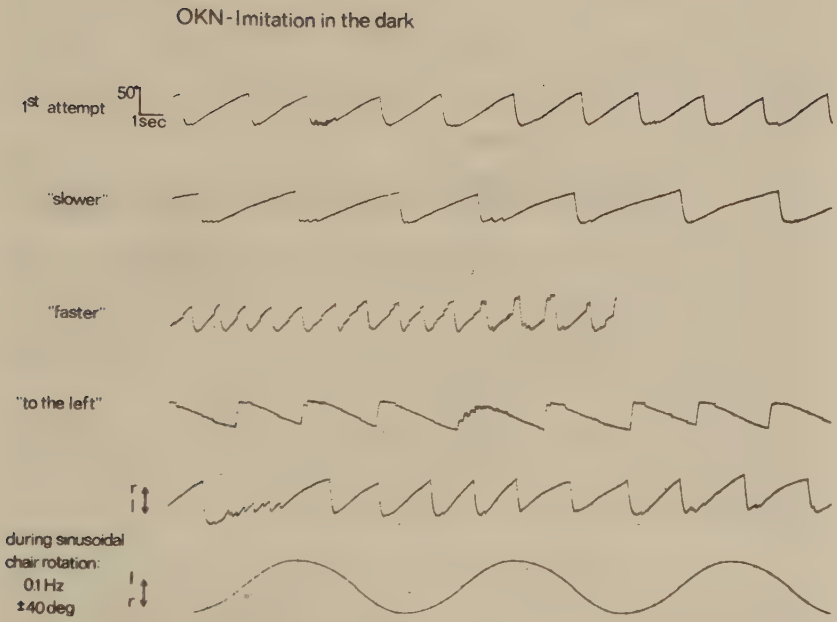


Abb. 25: OKN-Imitation im Dunkeln. Obere fünf Spuren: Horizontales EOG einer Versuchsperson (GC); unterste Spur: Horizontale Winkelposition des Drehstuhles (Sinusrotation 0.1 Hz ± 40°). Spur 1: Erster Versuch eines willkürlichen OKN im Dunkeln; Spur 2: Intention "langsamer"; Spur 3: Intention "schneller"; Spur 4: OKN mit langsamer Phase nach links. Spuren 1-4 ohne Rotation des Drehstuhles. Spur 5 zeigt die Modulation der langsamen Phasen des willkürlichen OKN im Dunkeln während gleichzeitiger sinusförmiger Stuhlrotation (Spur 6).

("$f_s = 0$") charakteristisch ist. Auch hier scheinen also Fixation und Folgebewegungen als je eigene Kategorie nebeneinander zu bestehen.

Die fast durchgängige Überlegenheit der Suppression durch Fixation über die Suppression durch OKN scheint auf einen zusätzlichen Faktor hinzuweisen, der Bedingungen begünstigt, die eine Nullgeschwindigkeit der Augen im Kopf erzielen sollen. So könnte beispielsweise während einer Fixationssuppression ein "Positionshaltemechanismus" aktiv werden ($v_e = 0$); 'biologisch sinnvoll' scheint das Hinzuschalten eines speziellen Haltemechanismus zur Blickmotorik etwa für das Betrachten relativ zum Kopf unbewegter Objekte, z.B. bei näherer Inspektion von während der Fortbewegung in der Hand getragener Gegenstände sowie allgemein beim Verfolgen bewegter Ziele mit dem Kopf, was jeweils zu alltäglichen Situationen im Handlungsrepertoir von Primaten gehört.

In der Tat fand ASCHOFF (1974) in klinischen Studien über den erworbenen Pendelnystagmus, daß "cerebellar nuclei act as structures responsible for the hold function of the eyes". CHAMBERS and GRESTY (1983) beobachteten in einem größeren neurologischen Patientenkollektiv als weitaus häufigstes Störungsmuster eine vergleichbare Beeinträchtigung von Folgebewegungen und VOR-Suppression durch Fixation; lediglich bei drei Patienten mit spinocerebellärer Degeneration bzw. cerebellärer Atrophie (Vermis und Pars flocculonodularis) fanden sich bei normalen Folgebewegungen eine beeinträchtigte VOR-Suppression, sowie umgekehrt bei zwei Patienten mit Hirnstammischämien gestörte Folgebewegungen mit relativer intakter VOR-Suppression. Trotz der in derartigen klinischen Studien unsicheren Definition der anatomischen Läsionen schließen CHAMBERS and GRESTY (1983), daß

"within the cerebellum there must be a division of pursuit and VOR-suppression functions and the loci responsible for VOR suppression are not on the main pursuit pathway at that level".

Da auch in dieser klinischen Studie eine VOR-Suppression lediglich mittels Fixation getestet wurde, muß einer weiteren Arbeit vorbehalten bleiben, Fixationsmodus und OKN-Modus der VOR-Suppression zu Störungen des Blickfolgesystems bei verschieden lokalisierten zentralnervösen Läsionen zu korrelieren.

7. Zum Konzept einer "optimalen" VOR-Suppression

Wurden durch Verwendung des großperiodigen Musters Störeffekte durch Periodenverwechslung unter stroboskopischer Beleuchtung ausgeschaltet, so war der Fixationsmodus einer VOR-Suppression durch OKN über den gesamten Blitzfrequenzbereich hin deutlich überlegen (Abb. 21); für Blitzfrequenzen über 10/s konnte mit den in dieser Studie verwendeten Rotationsparametern sogar eine in EOG-Messungen 'komplette' VOR-Suppression durch Fixation erreicht werden, d.h. die momentane Augenwinkelgeschwindigkeit war zu jedem Zeitpunkt des Rotationszyklus gleich Null. Dieser Befund läßt sich jedoch im Rahmen der hier diskutierten Theorie einer VOR-"Suppression" durch fortlaufende Nachjustierung eines zentralen Blickgeschwindigkeitskommandos über retinale Fehlersignale nicht ableiten; andererseits reicht auch die Mitbeteiligung eines cerebellären Augenpositions-Haltemechanismus nicht aus zur Interpretation etwa der Befunde von LANMANN et al. (1978) über die "Demaskierung" eines Folgesignals durch plötzliche Arretierung des zuvor bewegten Kopfes.

Mittels der Infrarot-Cornea-Reflexions-Technik, deren Auflösungsvermögen dem des EOG um den Faktor 10 überlegen ist, fanden in einer neueren Studie BARNES and EDGE (1983b), daß für relativ schwache vestibuläre Stimuli (wie auch in dieser Studie verwendet) zwar der Grad an Suppression über den gesamten Zyklus der Sinusrotation konstant war, daß jedoch

"even at the lowest level of stimulus peak velocity ... the reflex eye-movements where not completely suppressed during fixation on the central target LED". Die Augenposition wurde dabei durchaus nahe der Primärstellung gehalten, es zeigten sich jedoch feine nystagmische Augenbewegungen mit einer Augengeschwindigkeit der langsamen Phasen von um die 1 Grad/s und rezentrierenden Saccaden von 0.5°. Anscheinend steht somit stets - auch bei 'optimaler' Suppression - ein retinales Fehlersignal für die Nachführung des Blickfolgekommandos zur Verfügung.

V. Zusammenfassung

Das horizontale EOG wurde bei VPs gemessen, die auf einem sinusförmig um die vertikale Achse rotierenden Drehstuhl saßen (0.1 Hz±40 Grad). Die VPs fixierten ein mit der Blitzfrequenz f_s stroboskopisch beleuchtetes periodisches Muster, das sich mit dem Drehstuhl mitbewegte, oder versuchten einen Sigma- oder Phi-OKN mit konstanter Augengeschwindigkeit der langsamen Phasen aufrechtzuerhalten, der vor Beginn der Rotation über das mitbewegte Muster initiiert worden war.

(1) Die VOR-Suppression durch Fixation war in EOG-Messungen komplett für Blitzfrequenzen über 10/s; sie nahm monoton mit f_s zwischen 10/s und 1/s ab.

(2) Für die VOR-Suppression während Sigma- oder Phi-OKN wurde eine ähnliche Abhängigkeit von f_s gefunden, jedoch blieb die Suppression auch über 10/s unvollständig.

(3) Bei der VOR-Unterdrückung mit einem großperiodigen Muster (Phi-Stimulation) wirkte die Fixation über den gesamten Blitzfrequenzbereich stärker als ein OKN. Mit den kleineren Sigma-Muster-Perioden wurde jedoch unter 5/s die VOR-Suppres-

sion während der Fixation schwächer als während des Sigma-OKN. - Prinzipiell ist somit der Fixationsmodus dem OKN-Modus in der Suppression eines VOR überlegen; unter extremen Stimulusbedingungen (niedrige Blitzfrequenz, kleine Musterperioden) scheinen jedoch konzentriert durchgeführte Augenfolgebewegungen eine zusätzliche Komponente zur VOR-Suppression beizutragen, die die Suppression gegenüber einer Destabilisation des visuellen feed-back widerstandsfähiger macht.

(4) Ein durch ein großes, horizontal bewegtes periodisches Streifenmuster hervorgerufener optokinetischer Nystagmus kann durch Fixation eines kleinen, intermittierend aufleuchtenden Zieles unterdrückt werden. Die Suppression des OKN hing von f_s in ähnlicher Weise wie die VOR-Suppression ab.

(5) Die wahrgenommene Geschwindigkeit v_p der Sigma-Bewegung war zur Bewegung des Blickes im Raum und nicht zur Bewegung des Auges im Kopf korreliert. Darüberhinaus wurden wechselnde Empfindungen betreffend der "Anstrengung", den Sigma-OKN aufrecht zu erhalten, angegeben; dies war abhängig von den variierenden Beiträgen der Blickfolge-Aktivität und der VOR-Aktivität zu einer während der langsamen Phasen konstanten Augengeschwindigkeit.

(6) Es kann angenommen werden, daß das primäre zentrale Motorkontrollsignal ein Blickgeschwindigkeitssignal darstellt, welches als Schablone für eine Efferenzkopie wie auch für die wahrnehmungsmäßige Einschätzung einer Objektbewegung im extrapersonalen Raum dient.

C. RÄUMLICH-SELEKTIVE VISUELLE AUFMERKSAMKEIT UND GENERIERUNG GLATTER AUGENFOLGEBEWEGUNGEN

I. EINFÜHRUNG

Die Ergebnisse des ersten Teils der Untersuchung (B) wiesen u.a. darauf hin, daß Bewegungswahrnehmung und Steuerung glatter Augenfolgebewegungen sich auf ein Koordinatensystem des extrapersonalen Raumes beziehen. Im folgenden Abschnitt wurde untersucht, inwieweit das Prinzip "räumlich-selektiver Aufmerksamkeit" als intervenierende Variable das Verhältnis dieser Subsysteme von Perception und Motorik beeinflußt.

1. Entwicklung der Fragestellungen

Sowohl Introspektion wie auch Beobachtung anderer zeigen uns, daß das seine Handlungen reflektierende Ich des Menschen in der Lage ist, mittels selektiver Aufmerksamkeit seine perceptuellen und intellektuellen Aktivitäten auf bestimmte Strukturen von Umgebungsereignissen oder mentalen Prozessen zu fokussieren (vgl. JASPERS, 1953; JUNG, 1978). Selektive Aufmerksamkeit wird vermutlich auch durch andere Primaten verwandt; die Verarbeitung afferenter Informationen wird durch sie ökonomisiert.

Eine spezielle Variante selektiver Aufmerksamkeit ist die räumlich-selektive visuelle Aufmerksamkeit, die willentlich auf einen bestimmten - auch peripheren - Ort im visuell erfaßbaren Teil des extrapersonalen Raumes gerichtet werden kann. Wie aus der akustischen Modalität als "cocktail-party"-Effekt bekannt, ist es möglich, das Ziel der selektiven Aufmerksamkeit ohne begleitende, offenkundige motorische Handlung zu wechseln, das hieße in der visuellen Modalität ohne Foveation (Überblick bei POSNER, 1980). Die meisten Menschen kennen die Möglichkeit, andere "aus den Augenwinkeln heraus"

zu beobachten; in einigen Sportarten (z.B. Basketball) wird dies als Technik eigens trainiert, um den Gegner auszuspielen. Die geläufige Assoziation zwischen der Verschiebung räumlich-selektiver visueller Aufmerksamkeit und Foveation kann also aufgebrochen werden.

Durch klinische Beobachtungen (Überblicke bei CRITCHLEY, 1953; LYNCH, 1980; HYVÄRINEN, 1982) ist bekannt, daß beim Menschen eine ausgedehnte einseitige Läsion des Parietallappens zu Störungen der räumlich-selektiven Aufmerksamkeit für den Teil des extrapersonalen Raumes führt, der kontralateral zur betroffenen Hemisphäre liegt. Die genaueren neuronalen Korrelate räumlich-selektiver visueller Aufmerksamkeit sind weiterhin Gegenstand theoretischer Überlegungen; erst kürzlich wurden experimentelle Ansätze entwickelt, auf räumlich-selektive Aufmerksamkeit bezogene corticale Einzelzellaktivität zu studieren (BUSHNELL et al., 1981; GOLDBERG and BUSHNELL, 1981).

Die Schwierigkeit, externe Indikatoren für Änderungen der internen Ausrichtung von Aufmerksamkeit zu erhalten, wird zumeist auf zwei Wegen angegangen: Entweder mittels einer nahe der Wahrnehmungsschwelle operierenden Reiz-Detektionsaufgabe, oder über die Feststellung von Änderungen leicht meßbarer Reaktionszeiten. Der Nachteil dieser Techniken liegt darin, daß bei der Reiz-Antwort-Verknüpfung unausweichlich höherrangige Entscheidungsprozesse beteiligt sind. Diese Methoden unterliegen daher Beschränkungen, die sich aus ihrer Abhängigkeit vom Wahrscheinlichkeitsprinzip der Signal-Detektionstheorie ergeben (vgl. BROADBENT and GREGORY, 1963); so werden für die statistische Behandlung zeitaufwendige, große Anzahlen von stimulus-response-Paaren notwendig. Es scheint deshalb wünschenswert, einen experimentellen Ansatz zu entwikkeln, in dem ein durch Aufmerksamkeitszuwendung selektiertes Eingangssignal direkt mit einem motorischen Ausgang verbunden

ist, der einen leicht meßbaren und verläßlichen Indikator für den internen Selektionsprozeß darstellen sollte.

Ein solches experimentelles Paradigma könnte einem der Hauptgebiete der visuo-motorischen Forschung entnommen werden: der Generierung glatter Augenfolgebewegungen. Das Verfolgen eines bewegten Objektes mit dem Blickzentrum bei fixiertem Kopf führt zu glatten Augenfolgebewegungen, die alle 0.3 bis 0.8 Sekunden durch kleinere Korrektursaccaden unterbrochen werden (BEHRENS, COLLEWIJN and GRÜSSER, 1985). Dieser motorische Ausgang könnte zur Untersuchung räumlich-selektiver visueller Aufmerksamkeit genutzt werden.

Aufmerksam ausgeführte Folgebewegungen werden normalerweise von zwei Fehlersignalen kontrolliert: Der retinalen Bildgeschwindigkeit v_r in der Region der Fovea ("Schlupf") und dem Positionsfehler P_r zwischen Foveazentrum (foveola) und dem retinalen Bild des verfolgten Objektes.

Während des letzten Jahrzehntes wurde jedoch experimentell nachgewiesen, daß weder retinale Schlupfgeschwindigkeiten (Nachbildexperimente, vgl. schon von HELMHOLTZ, 1866; KOMMERELL und TÄUMER, 1972) noch die Sichtbarkeit irgendeines Zieles überhaupt wesentliche Voraussetzungen für die Erzeugung von Folgebewegungen darstellen (Verfolgung non-visueller Ziele, wie Extremitätenbewegungen (vgl. BRAND and BÜCHELE, 1977; LACKNER and MATHER, 1981) oder bewegter akustischer Ziele (vgl. GOTTSCHALK et al., 1978; ZAMBARBIERI et al., 1981)). Diese Ergebnisse bringen für die Theorie des oculomotorischen Systems wichtige Implikationen mit sich: Sie zeigen funktionelle Grenzen dadurch auf, daß sie das System mit artifiziell isolierten Stimulus-Konfigurationen testen. Sie müssen jedoch hinsichtlich ihrer "ökologischen Validität" (NEISSER, 1975) überprüft werden, d.h. in Bezug auf ihre biologische Aussagekraft "außerhalb oculomotorischer Laborato-

rien". Tatsächlich stehen unter den Bedingungen des täglichen Lebens dem Folgesystem fast immer visuelle Reize zur Verfügung, die retinale Bildgeschwindigkeiten erzeugen; außerdem konnte gezeigt werden, daß in Konfliktsituationen die einfache "retinal motion" und nicht ein "perceived motion stimulus" in der Kontrolle von Folgebewegungen dominiert (MACK et al., 1979).

Unter "natürlichen" Bedingungen werden Folgebewegungen hauptsächlich durch zwei Klassen von Objekten hervorgerufen: Ein "interessierendes" einzelnes Ziel, das sich vor einem stationären Hintergrund bewegt (z.B. ein vor einem Wald fliegender Vogel) oder ein stationäres Zielobjekt, das durch ein sich bewegendes Subjekt fixiert wird; hierbei sind gleichzeitig alle die retinalen Bewegungsinformationen zu bewerten, die sich bei translatorischen Bewegungen (Laufen, Fliegen, Schwimmen) aus der Bewegungsparallaxe für Objekte in der Tiefe des Raumes ergeben. Während Phylo- und Ontogenese war das Folgesystem somit gezwungen zu lernen, mit einer Vielzahl differierender retinaler Geschwindigkeitsvektoren zu operieren, die von verschiedenen, sich relativ zu einem strukturierten Hintergrund bewegenden Zielen ausgehen. Die Funktion einer infolgedessen benötigten "attentional pursuit control" liegt in der Selektion eines bestimmten (retinalen) Zieles für die Folgebewegung. In der Regel wird dies durch eine Saccade hin zum selektierten Ziel erreicht; nach dieser "Foveation" dominiert das foveale Ziel die Folgebewegung. Es kann jedoch gefragt werden, inwieweit die Selektion für Folgebewegungen eine Foveation notwendig voraussetzt.

Schon ter BRAAK (1936) beschrieb, daß "eye pursuit movements in the sense of look-fixation can also be elicited by stimulation of peripheral parts of the retina". Er und auch STEINBACH (1976) zeigten, daß VPs einen nicht sichtbaren Teil eines Objektes mit der Fovea verfolgen konnten, das ausgehend

von extrafovealen retinalen Teilinformationen wahrnehmungsgemäß vervollständigt wird. So konnten VPs beispielsweise das unsichtbare Achsenzentrum eines rollenden Rades aus Lichtpunkten, die sich entlang eine Zykloide bewegten, perzeptuell rekonstruieren. Aufgrund dieser Beobachtungen schloß STEINBACH (1976), daß es eher der perzeptuelle als der retinale Stimulus sei, der Folgebewegungen leitet. In STEINBACHs Experimenten war jedoch stets die Aufmerksamkeit der VP auf ein imaginäres Ziel gerichtet, das sich an der jeweiligen Position des Blickzentrums befand, d.h. visuelle Aufmerksamkeit, (imaginäres) Ziel und retinale Fovea fielen zusammen.

Auf der Basis dieser aus der Literatur bekannten Ergebnisse wurde untersucht, inwieweit visuelle Aufmerksamkeit die Leistung von Folgebewegungen während fovealer, "perceptuell" fovealer und peripherer Bewegungsstimulation gezielt beeinflussen konnte. Für diese Studie wurden sich real bewegende Ziele nur in Kontrollexperimenten verwandt; ansonsten wurden Sigma-Bewegungen untersucht, deren Charakteristika eingangs beschrieben wurden (vgl. Abschnitt A; STOPER, 1967; LAMONTAGNE, 1973; HEYWOOD, 1973; BEHRENS und GRÜSSER, 1979; ADLER et al., 1981). Während Sigma-Bewegungen muß die VP Folgebewegungen mit einem Verstärkungsfaktor nahe 1 durchführen, da ansonsten die Bewegungsillusion zusammenbrechen und der Versuch sofort enden würde. Es ist daher ein kontinuierlich hoher Grad von Vigilanz und speziell von visueller Aufmerksamkeit gesichert, die beide sowohl die langsame wie auch die schnelle Phase eines OKN beeinflussen (vgl. DICHGANS et al., 1973). Real bewegte Reize können auch verwandt werden (vgl. Kontrollexperiment), ergeben jedoch etwas weniger pronouncierte Ergebnisse, da während Perioden länger geforderter visueller Aufmerksamkeit deren spontanes zeitweises Nachlassen unvermeidlich ist (vgl. DICHGANS und JUNG, 1969).

Im folgenden wird gezeigt:

(a) wie Aufmerksamkeit die Präzision von Sigma-Folgebewegungen beeinflußt (Schau/Stiernystagmus beim Sigma-Paradigma);
(b) daß auch mit Sigma-Bewegungen ein "perzeptuell-foveales" Ziel ausreichend ist, Folgebewegungen zu leiten;
(c) daß räumlich-selektive visuelle Aufmerksamkeit, die auf die foveale oder die periphere Retina gerichtet wird, zur Bestimmung desjenigen retinalen Signals genutzt werden kann, das Folgebewegungen leitet;
(d) und daß die VP zur Kontrolle von Sigma-Folgebewegungen willentlich alternierend eine von zwei verschiedenen Stimulusgruppen von fovealen oder parafovelen Mustern selektieren können.

Die Ergebnisse weisen darauf hin, daß räumlich-selektive visuelle Aufmerksamkeit einen wesentlichen Faktor für die Kontrolle von glatten Augenfolgebewegungen darstellt.

2. Spezielle Methodik

(a) Messung der Augenbewegungen

Horizontale und vertikale Komponenten der Augenposition wurden mittels der elektromagnetischen Induktionsmethode gemessen (vgl. Abschnitt A). Die Daten wurden von drei erwachsenen VPs erhalten, die alle mit Sigma-Phänomenen vertraut waren und normales Binocularsehen sowie keine offenkundigen oculomotorischen oder vestibulären Abnormalitäten aufwiesen. Die Messungen wurden unter binocularer oder monocularer Stimulation durchgeführt; im letzten Falle war das nicht-sehende Auge mit der Induktionsspule bedeckt. In einigen wenigen Experimenten (Ergebnisabschnitte 5 und 6) wurde zur Aufzeichnung der Augenpositionen die konventionelle DC-Elektrooculographie verwandt (vgl. Abschnitt A).

(b) Reizdarbietung

Mittels eines Projektionstachistoskops (BEHRENS and GRÜSSER, 1979) wurden Blitze mit einer Halbzeitdauer von ca. 50 Mikrosekunden erzeugt; die Blitzfrequenz f_s wurde zwischen 10 und 50/s variiert. Bei 20/s (zeitgemittelt) betrug die Helligkeit des weißen Teils des Stimulusmusters ca. 8-12 cd/m^2. Die Blitzintensität war unabhängig von der Blitzfrequenz. Der Experimentalraum war schwach durch die Reflektion des Stroboskoplichtes von der Projektionsleinwand erhellt; die VPs nahmen daher Konturen des Spulensystems in der äußeren Peripherie des visuellen Feldes wahr.

(c) Experimente

1. Präzision der Blickposition während Sigma-OKN (Schau- versus Stiernystagmus):
Um zu messen, wie präzise das Blickzentrum während fovealer Sigma-Folgebewegungen "auf dem Ziel" lag, wurde als Stimulusmuster eine horizontale Reihe von kleinen schwarzen vertikalen Streifen verwendet, die auf dem homogenen weißen Hintergrund einer Projektionswand in 252 cm Entfernung von der VP plaziert waren (Abb. 26A). Die Streifen hatten eine Breite von 0.08° und eine Höhe von 0.5° und waren in gleichen Abständen von P_s = 0.75° plaziert. Die VP war aufgefordert, die während Sigma-OKN scheinbewegt gesehene Reihe von Streifen so akkurat wie möglich zu verfolgen. Falls der VP dies optimal gelang, war zu erwarten, daß Gl. (1) exakt erfüllt wurde. Zusätzlich sollte dann eine enge Korrelation zwischen der Position des Blickzentrums an den Blitzzeitpunkten und der räumlichen Position der schwarzen Streifen zu finden sein.

2. Tunnelexperimente
Es wurde dieselbe horizontale Reihe kleiner vertikaler Streifen wie bei (1) benutzt, jedoch wurden in aufeinanderfolgen-

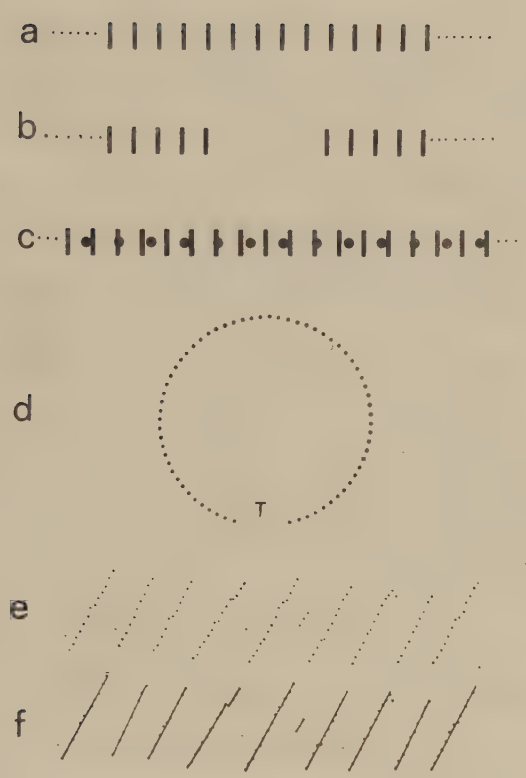


Abb. 26: (a) Simulusmuster: Eine horizontale Reihe schwarzer vertikaler Streifen 0.08° weit und 0.5° hoch, äquidistant mit P_s = 0.75° plaziert. (b) Es wurde eine zunehmende Anzahl von Streifen im Musterzentrrum entfernt. (c) Stimulusmuster für das intrafoveale Konfliktexperiment; Punktperiodizität (P_{s1}) 1.33 mal größer als die der Streifen. (d) Punktkreis aus 71 Punkten; im Experiment erschienen die Punkte weiß auf schwarzem Hintergrund. Ein variabler Ausschnitt des Punktkreises konnte durch einen "Tunnel" verdeckt werden (T). (e) Schema der Computeranalyse der Augenpositionsmessungen. Während der langsamen Folgephasen wurden die Augenpositionen zu den Zeitpunkten der einzelnen Blitze gemessen. (f) Lineare Regressionsgeraden wurden ausgehend von diesen Positionswerten errechnet; ihr Anstieg wurde als Maß für die mittlere Augenwinkelgeschwindigkeit $\bar{v}_e$ langsamer OKN-Phasen genommen (COLLEWIJN, CURIO and GRÜSSER, 1982).

den Experimenten bis zu fünf Streifen in der Mitte dieser Reihe entfernt (Abb. 26B). Die VP war aufgefordert, während Sigma-OKN mit ihrem Blickzentrum die Scheinbewegung der Streifenreihe durch diesen "leeren" zentralen Teil des Musters zu verfolgen. Während der Überquerung dieses leeren Feldes war für die Fovea kein periodischer Stimulus zu sehen; für den übrigen Teil der durch das Muster stimulierten Retina hingegen war das Sigma-Prinzip weiterhin aufrechterhalten, d.h. die retinale Stimulation war von Blitz zu Blitz näherungsweise identisch. Diese Bedingung war jedoch nicht länger erfüllt, wenn ein Kreis (zusammengesetzt aus 80 periodisch plazierten Punkten) anstelle einer horizontalen Linie von periodischen Streifen zur Auslösung von circulären Sigma-Folgebewegungen verwandt wurde (BEHRENS and GRÜSSER, 1978). Mit diesem kompletten Kreis als Sigma-Muster war von Blitz zu Blitz nur der foveale Stimulus identisch. Es wurden Tunnelexperimente auch mit diesem Muster durchgeführt, wobei bis zu 11 Punkte im unteren Teil des Kreises mittels eines schwarzen Balkens verdeckt wurden (Abb. 26D).

3. Doppelkreismuster:
Zwei Kreise, jeder zusammengesetzt aus 40 äquidistanten schwarzen Punkten, waren so nebeneinander positioniert, daß ein Punkt beiden Kreisen gemeinsam war (Abb. 31A). Wenn die VP diesen Weichenpunkt während circulärer Sigma-Folgebewegung passierte, stand es ihr frei, die Kreisbahn zu wählen, die sie weiter zu verfolgen wünschte.

4. Zwei Punktreihen mit unterschiedlicher räumlicher Periodik:
Da die Sigma-Illusion mit einem einzelnen extrafovealen Stimulus erzeugt werden kann (BEHRENS and GRÜSSER, 1979), kann gefragt werden, wie zwei verschiedene periphere Geschwindigkeitsreize bei der Generierung von Folgebewegungen interagieren und durch räumlich-selektive visuelle Aufmerksamkeit darin beeinflußt werden können. Hierzu wurde das Stimulusmuster

von Abb. 32A auf eine vertikale reflektierende Wand 252 cm von der VP entfernt projiziert. Die räumliche Periode P_{s1} einer der Reihen des Stimulusmusters betrug 0.84°, die der anderen 1.13° (P_{s2})*.

Eine Reihe verschiedener Instruktionen wurde den VPs bezüglich der Auslösung von Sigma-OKN gegeben:
(a) Fovealer Schaunystagmus: Löse einen Sigma-OKN entlang der oberen oder der unteren Punktreihe aus und verfolge diese Sigma-Bewegung so akkurat wie möglich.
(b) Fovealer Stiernystagmus: Verfahre wie in (a), nur ohne spezielle Anstrengung bezüglich der Genauigkeit.
(c) Parafovealer Stiernystagmus: Nach Initiation von Sigma-Bewegung und Sigma-OKN verschiebe das Blickzentrum zur horizontalen Mittellinie und verfolge die Sigma-Bewegung der beiden peripheren Punktreihen, richte jedoch die Aufmerksamkeit nicht auf speziell die eine oder die andere.
(d) Parafovealer Schaunystagmus: Verfahre wie in (c), richte jedoch die Aufmerksamkeit so gut wie möglich auf die Sigma-Bewegung entweder der oberen oder der unteren Punktreihe. Versuche, diese periphere Sigma-Bewegung so exakt wie möglich zu verfolgen.
(e) Verschiebung peripherer Aufmerksamkeit: Verfahre wie in (d), verschiebe jedoch die Aufmerksamkeit (ohne vertikale Augenbewegungen) zur jeweils anderen Reihe jedesmal, wenn das akustische Signal ertönt (ein alle 4.1 Sekunden elektronisch produzierter Klick).

* Diese Verteilung von Geschwindigkeiten und räumlichen Frequenzen des Musters im visuellen Feld ähnelt übrigens dem, was natürlicherweise während eines Seitwärtsblickes im Laufen oder auch bei Eisenbahnfahrten (DICHGANS und JUNG, 1969) auftritt.

(f) Verfahre wie in (e), verschiebe jedoch die Aufmerksamkeit spontan zwischen den beiden scheinbewegten Punktreihen und zeige diese Verschiebung der Aufmerksamkeit verbal an.
(g) Intra/extrafovealer Konflikt: Initiiere einen Sigma-OKN, richte das Blickzentrum dabei auf die obere oder die untere Punktreihe und verschiebe dann die Aufmerksamkeit zu der jeweils anderen Reihe, bewege jedoch weiterhin das Blickzentrum entlang der ersten Reihe.

Die horizontale Mittellinie wurde zur Leitung der Fovea eingeführt, um die Einhaltung der vertikalen Augenposition während der horizontalen Folgebewegungen mit nach peripher gerichteter Aufmerksamkeit zu sichern, da, sogar wenn der Bewegungseffekt von Saccaden ausgeschaltet wird, langsame Augenbewegungen gegen mit Aufmerksamkeit belegte exzentrische Ziele ausgelöst werden können (WYATT and POLA, 1981).

5. Zwei räumlich überlagerte periodische Zeichenreihen (intrafovealer Konflikt):
Eine horizontale Reihe kleiner vertikaler Streifen (P_{s1} = 0.9°) wurde einer Punktreihe (P_{s2} = 1.2°) überlagert (Abb. 26C). Das Muster wurde mit der Blitzfrequenz f_s stroboskopisch beleuchtet. Die VP war aufgefordert, Sigma-Bewegungen und Sigma-OKN mittels der Streifenreihe zu initiieren. Beide Reihen wurden dann Sigma-bewegt gesehen. Die Punktreihe war dabei schneller als die Streifenreihe. Die VP wurde dann aufgefordert, ihre Aufmerksamkeit und das Blickzentrum von der Streifenreihe zu der Punktreihe und nach 20-30 Sekunden zurück zur Streifenreihe zu verlagern.

(d) Datenanalyse

Die horizontalen und vertikalen Augenpositionssignale, Blitze, Triggersignale, akustische Signale und das verbale Protokoll wurden auf Magnetband gespeichert und später mittels

eines speziellen, Nystagmus-analysierenden Programms auf einem HPMX-21 Digitalcomputer analysiert. Es wurde dabei der Anstieg der langsamen OKN-Phasen gemessen, wobei Saccaden nach Detektion mittels eines Positions-Rücksetzungskriteriums eliminiert wurden. Mittlere Augengeschwindigkeiten $\bar{v}_e$ wurden als Steigungen von Regressionsgeraden berechnet; diese wurden durch Augenpositionswerte gelegt, welche mit Abtastfrequenzen von 5-20 Hz während der zwischensaccadischen Intervalle analog/digital-gewandelt worden waren (Abb. 26E, F).

II. EXPERIMENTELLE ERGEBNISSE

1. Präzision der Blickposition während fovealer Sigma-Folgebewegung

In der Datenanalyse von Exp. (1) wurde die horizontale Augenposition während jedes Blitzes gemessen (Abb. 27). Wenn die VP während des Sigma-OKN mit ihrer Fovea die scheinbewegt gesehene Reihe der vertikalen Streifen (Abb. 26A) aufmerksam verfolgte, lag die mittlere Augengeschwindigkeit $\bar{v}_e$ sehr genau bei dem theoretischen Wert der Gl. (1), d.h. der Geschwindigkeits-Verstärkungsfaktor der langsamen Phasen des Sigma-OKN war nahezu 1. Während dieses konzentriert durchgeführten fovealen Sigma-OKNs (Abb. 27A; entsprechend ter BRAAKs "fovealem Schau-Nystagmus") fielen der Fokus der Aufmerksamkeit ("Aufmerksamkeitsfovea") und das Blickzentrum (retinale Fovea) zusammen. Wie Abb. 27B zeigt, lag das Blickzentrum sehr häufig "auf dem Ziel" und bewegte sich während jedes Blitzintervalls von einem der kleinen vertikalen Streifen zum nächsten. Wenn die Position des Blickzentrums während zahlreicher langsamer OKN-Phasen durch ein Computerprogramm aufsummiert wurde, erschienen in diesen Positionshistogrammen regelmäßige "Türme" mit einem Abstand von P_s (Abb. 27C, E). Entsprechend hatte das Spektrum der räumli-

chen Frequenzen ein Maximum bei $1/P_s$ (Abb. 27D, F).

Sogar unter den Bedingungen hoher Aufmerksamkeit konnte jedoch die Position des Blickzentrums beträchtlich von dem Ziel abweichen. Dieser Umstand war auch sichtbar in den Raster-Diagrammen (Abb. 27B), in denen die Augenpositionen während der Blitzzeitpunkte für aufeinanderfolgende langsame Sigma-OKN-Phasen wiedergegeben sind. Wie genau das Blickzentrum dabei auf dem Ziel lag, hing von der Aufmerksamkeit der VPs ab und variierte auch zwischen den drei VPs (Abb. 27E-H). Die wahrgenommene "Glätte" der Sigma-Bewegung hing jedoch nicht von der Präzision der Position des Blickzentrums ab. Dies entspricht früheren Beobachtungen von BEHRENS und GRÜSSER (1978, 1979), die Blitzsequenzen mit einem bestimmten Betrag von zeitlicher Variabilität während ihrer Studien über Sigma-OKN verwandten. Die Glätte oder Gleichmäßigkeit der Sigma-Bewegung wurde nur beeinträchtigt, wenn der Variationskoeffizient der Blitzintervallverteilung über 0.3 lag.

Waren Sigma-Bewegung und Sigma-OKN unter der Bedingung hoher Aufmerksamkeit ausgelöst, konnten sie auch mit niedrigerer Aufmerksamkeit aufrecht erhalten werden (Sigma-Stiernystagmus). $\bar{v}_e$ nahm dann auf 80-90 % des gemäß Gl. (1) erwarteten Wertes ab; die Maxima in den Blickpositionshistogrammen "verschwammen" oder verschwanden sogar. Wie bei dem durch sich real bewegende, optokinetische Muster hervorgerufenen Stiernystagmus ter BRAAKs nahm die Nystagmusfrequenz zu und die Amplitude der schnellen Phasen wurden kleiner. Zusätzlich war ein Anstieg der relativen Variabilität der Sigma-OKN-Amplitude sowie der Augengeschwindigkeit festzustellen, wenn die Aufmerksamkeit erniedrigt war (Abb. 28); jedoch war auch in dem Falle, daß der mittlere Verstärkungsfaktor der Geschwindigkeit der langsamen Sigma-OKN Phasen den Wert 1 erreichte, eine gewissen Fluktuation der Geschwindigkeit einzelner langsamer Phasen vorhanden (Abb. 29).

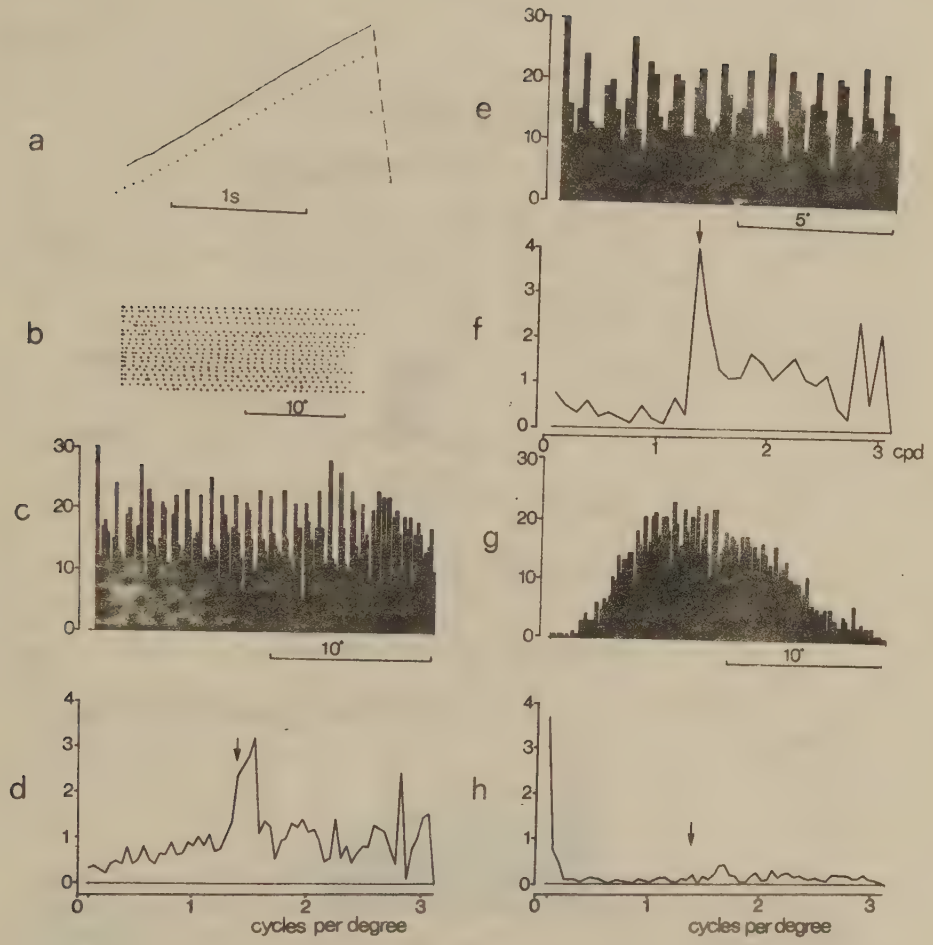


Abb. 27: (a) Sigma-Schaunystagmus, initiiert mittels des Streifenmusters von Abb. 26a. (b) Teil eines Raster-Diagramms der Augenpositionen während jedes einzelnen Blitzes für aufeinanderfolgende langsame Phasen des Sigma-OKN (eine Phase = 1 Zeile). (c) Histogramm der Augenpositionen zu den Blitzzeitpunkten, wie aus dem Rasterdiagramm (b) abzuleiten. (d) Spektrum der räumlichen Frequenzen des Positionshistogrammes. (e) Mittelteil des Positionshistogramms von Abb. 27c. (f) Spektrum der räumlichen Frequenzen des Positionshistogramms 27e. (g) Histogramm der Augenpositionen während eines Sigma-OKNs einer VP, die zahlreiche Korrektursaccaden generierte, dennoch aber eine gleichmäßige Sigma-Bewegung wahrnahm. (h) Spektrum der räumlichen Frequenzen von Abb. 27g. Ein flaches Maximum nahe $1/P_s$ ist weiterhin zu registrieren. - In d, f und h ist die räumliche Frequenz $1/P_s$ durch einen Pfeil markiert (COLLEWIJN, CURIO and GRÜSSER, 1982).

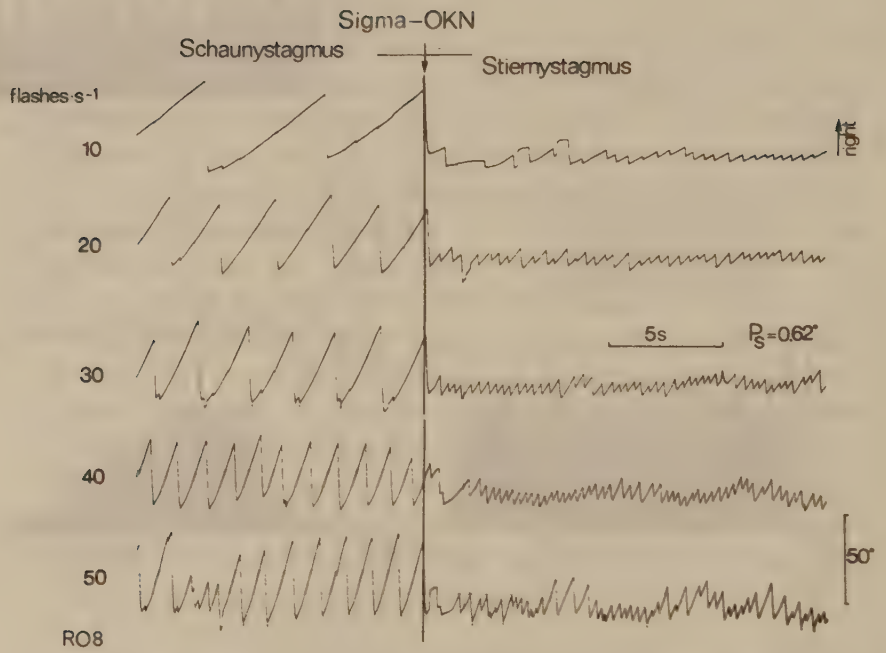


Abb. 28: Übergang eines Sigma-OKN mit hoher Aufmerksamkeit (Schaunystagmus) zu einem mit niedrigerer (Stiernystagmus). Messungen bei verschiedenen Blitzfrequenzen f_s wie angegeben. Die vertikale Linie zeigt den Übergang an, links Schaunystagmus und rechts Stiernystagmus. Vertikales Streifenmuster (10.5° x 19.2°), P_s = 0.62° (COLLEWIJN, CURIO and GRÜSSER, 1982).

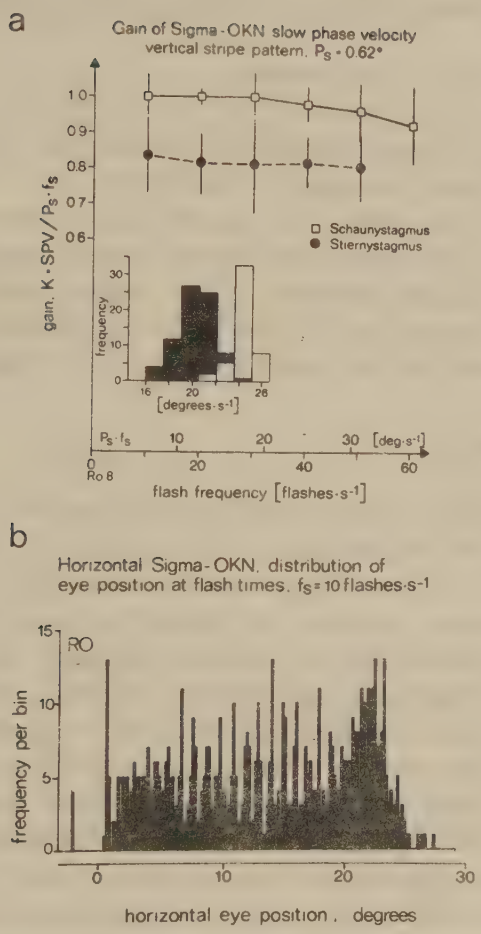


Abb. 29: (a) Geschwindigkeits-Verstärkungsfaktor der langsamen Phase eines horizontalen Sigma-OKN, der mittels eines mit verschiedenen Blitzfrequenzen beleuchteten vertikalen Streifenmusters generiert wurde. Zwei Zustände visueller Aufmerksamkeit: "Schaunystagmus" und "Stiernystagmus". Inset: Verteilung der Geschwindigkeiten einzelner langsamer Phasen des Sigma-OKN bei 40 Blitzen/s für Schau- und Stiernystagmus. (b) Positions-Häufigkeitsverteilung einzelner Augenpositionen zu den Blitzzeitpunkten während des Sigma-Schau-OKN aus (a). Histogramm-Maxima erscheinen bei geradzahligen Vielfachen von P_S (1.1°); f_S = 10 Blitze/s. Mittellinie des Blickfeldes bei 12° (ADLER, COLLEWIJN, CURIO, GRÜSSER et al., 1981).

2. Das Verfolgen perceptueller Ziele (Tunnel-Experimente)

(a) Horizontales Streifenmuster

Die VPs verfolgten konzentriert mit fovealen Folgebewegungen das scheinbewegt gesehene Streifenmuster über die Lücke in der Mitte (Abb. 26B). Sie bemerkten das Verschwinden der Streifen im zentralen Teil und ein Wiedererscheinen auf der anderen Seite des "Tunnels". v_e war während der Zeit, in der das Blickzentrum sich durch den Tunnel bewegte (Abb. 30A) konstant, wenn die Tunnellänge < 5 P_s (< 4°) war.

(b) Punktkreis

In den Tunnelexperimenten mit dem horizontalen Streifenmuster erfüllten die peripheren retinalen Stimuli weiterhin die Sigma-Bedingung auch während der Bewegung des Blickzentrums durch den Tunnel: während der Durchquerung des Tunnels könnte v_e durch "identische" extrafoveale Signale aufrechterhalten werden. In den Tunnelexperimenten mit dem Punktkreis (helle Punkte auf schwarzem Hintergrund) konnte überprüft werden, ob identische parafoveale Signale zur Aufrechterhaltung von v_e notwendig sind. Hierzu wurde ein kleiner Sektor von 3-11 Punkten mittels eines schwarzen Balkens verdeckt (Abb. 26D). Während der kreisförmigen Sigma-Bewegung wurde der Punktkreis als in die Richtung der Sigma-Folgebewegung rotierend wahrgenommen (BEHRENS und GRÜSSER, 1979, 1982). Bei Verwendung von Tunneln verschiedener Längen schienen die Punkte des Kreises hinter dem schwarzen Tunnel zu verschwinden und auf dessen anderer Seite wieder aufzutauchen. Bis zu einer Tunnellänge von 5-6 Punkten (entsprechend 4-5° visuellen Winkels) wurde die circuläre Sigma-Bewegung nicht unterbrochen, und v_e änderte sich im Vergleich zum vollständigen Punktkreis nicht. Die Augengeschwindigkeit entsprach $P_s \cdot f_s$ (Gl. (1)), d.h. die Frequenz der kreisförmigen Augenbewegungen wurde mit n/f_s

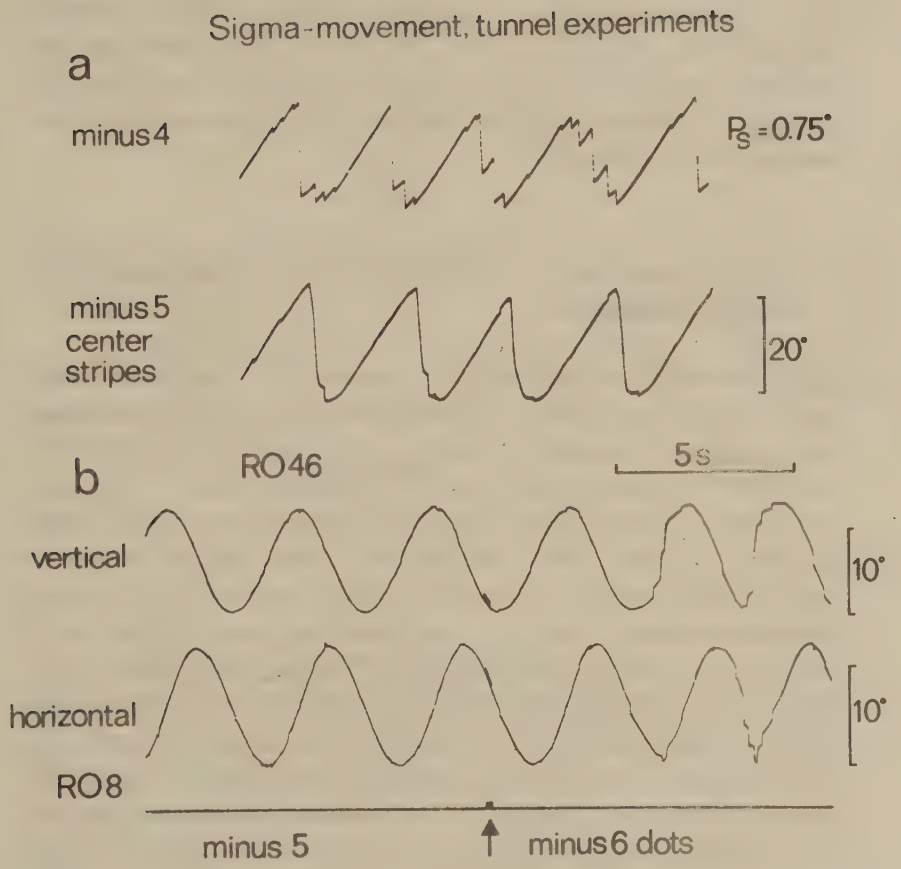


Abb. 30: (a) Tunnelexperiment mit dem Muster von Abb. 26b; in der oberen Augenpositionsmessung waren 4, in der unteren 5 Streifen in der Mitte des Musters entfernt worden. Es trat keine Änderung des horizontalen Sigma-OKN auf, wenn das Blickzentrum sich über den "Tunnel" des Streifenmusters bewegte. P_S = 0.75°, f_S = 15 Blitze/s. (b) Sigma-Folgebewegungen bei stroboskopischer Beleuchtung des Punktkreises (Abb. 26d). 5 oder 6 der weißen Punkte waren durch einen schwarzen Tunnel verdeckt. Punktabstand: 0.75°. Während des Verfolgens der ·("unsichtbaren") Punkte durch den schwarzen Tunnel wurden keine Änderungen der Augengeschwindigkeit beobachtet, wenn bis zu 5 Punkten verdeckt waren; f_S = 15 Blitze/s (COLLEWIJN, CURIO and GRÜSSER, 1982).

(Hz) aufrechterhalten (n = Zahl der Punkte im Kreis) (BEHRENS und GRÜSSER, 1979; Abb. 30B). Diese Daten zeigen, daß das Konzept eines "pursuing the perceptual rather than a retinal stimulus" (STEINBACH, 1976) auch auf das Sigma-Bewegungs-Paradigma übertragbar ist.

3. Räumlich-selektive Aufmerksamkeit in der Steuerung fovealer Folgebewegungen

In diesen Experimenten wurde ein Doppelkreis von 2x40 Punkten (Abb. 31A) stroboskopsch beleuchtet. Sigma-Bewegung wurde entlang eines Kreises initiiert, der daraufhin in die Richtung der Folgebewegungen rotierend gesehen wurde. Wenn das Blickzentrum sich dem beiden Kreisen gemeinsamen Punkt näherte (Pfeil in Abb. 31A), wurden die Punkte beider Kreise in der Nähe des gemeinsamen Punktes bewegt gesehen; die weiteren Folgebewegungen hingen von der bewußten Entscheidung der VP ab, einen der beiden möglichen Wege zu verfolgen. Wenn die VP ihre Aufmerksamkeit erniedrigte, stoppten die Sigma-Bewegung und die korrespondierende Sigma-Folgebewegung an diesem kritischen Punkt. Wenn die VP jedoch willentlich auf demselben Kreise verblieb, setzte sich dessen Sigma-Bewegung fort (Abb. 31B). Wenn die VP sich entschied, den anderen Kreis weiter zu verfolgen, vollzog das Blickzentrum einen glatten Übergang vom ersten zum zweiten Kreis und bewegte sich durch einen Doppelkreis-förmigen Weg (Abb. 31B). Unter dieser Bedingung setzte der 2. Kreis die scheinbare Rotation fort, während der 1. Kreis seine Scheinrotation nach wenigen Blitzen beendete. Wie sich die Sigma-Bewegung am kritischen, gemeinsamen Punkt fortsetzte, hing vollständig von der willentlichen Kontrolle der fovealen Aufmerksamkeit ab.

Es ist offensichtlich, daß unter diesen Stimulusbedingungen weder foveale Signale noch parafoveale Stimulus-Muster allein

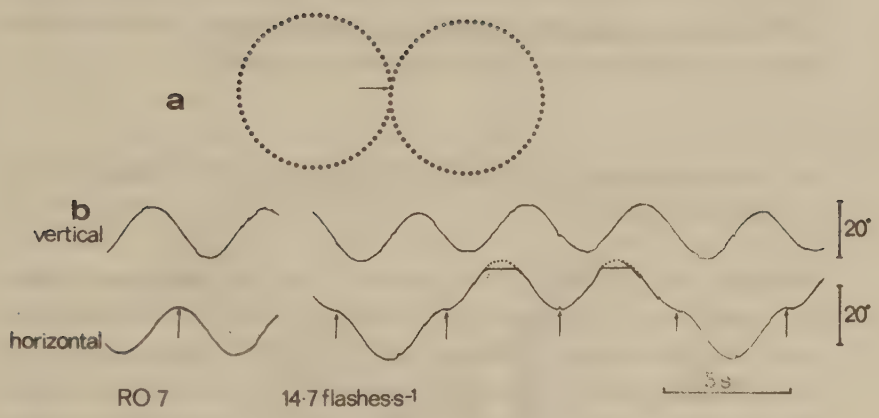


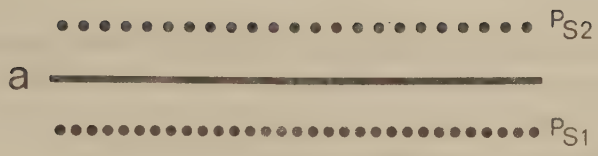
Abb. 31: (a) Doppelkreis-Muster aus 2 x 40 schwarzen Punkten. (b) Kreisförmige Augenbewegungen führten zu einer sinusoidalen vertikalen und einer um 90°-phasenverschobenen horizontalen Augenpositionskurve. Das Blickzentrum bewegte sich entweder auf dem linken oder dem rechten Punktkreis. Wann immer das Blickzentrum den beiden Kreisen gemeinsamen Punkt (Pfeile) erreichte, hatte die VP zu entscheiden, entlang welchen Weges sie die Augenbewegung fortsetzte. Die Kurvenabflachungen im oberen Bereich der horizontalen Augenpositionskurve sind Artefakte durch Überlastung des Verstärkers. Die Augenpositionskurve setzte sich entsprechend der punktierten Linie fort (COLLEWIJN, CURIO and GRÜSSER, 1982).

die Variabilität des Ausgangs des Folgesystems erklären können; die tatsächliche Folgebewegung wird durch die Ausrichtung der räumlich-selektiven Aufmerksamkeit innerhalb der Menge gleichartiger fovealer Stimuli bestimmt.

4. Räumlich-selektive Aufmerksamkeit bei der Verfolgung extrafovealer Ziele

BEHRENS und GRÜSSER (1979) riefen einen horizontalen Sigma-OKN durch stroboskopische Beleuchtung extrafovealer vertikaler Streifen hervor, während die VP ihr Blickzentrum entlang einer horizontalen Linie bewegte. In ihren Experimenten waren zwei vertikale Streifenmuster identischer räumlicher Periodizität 5° bis 20° über und unter der horizontalen Mittellinie positioniert. Die mittlere Augengeschwindigkeit $\bar{v}_e$ der langsamen Sigma-OKN-Phasen war etwas kleiner, wenn das Streifenmuster mit der extrafovealen statt mit der fovealen Retina aufmerksam verfolgt wurde. Ansonsten waren Sigma-OKN und die scheinbare Sigma-Bewegung des periodischen Stimulus-Musters identisch für foveale oder extrafoveale Präsentation. Diese Ergebnisse von BEHRENS und GRÜSSER (1979) wiesen darauf hin, daß auch stroboskopisch beleuchtete Muster, die mit der peripheren Retina gesehen werden, für die Erzeugung von Sigma-Effekten geeignet sind.

Ausgehend von diesem experimentellen Befund wurde das Stimulus-Muster in Abb. 32A entwickelt: Zwei Punktreihen mit unterschiedlichen räumlichen Perioden P_{s1} und P_{s2} wurde 3 ° über und unter einer horizontalen Mittellinie plaziert. Abb. 32B zeigt die Ergebnisse von Experimenten, in denen den VPs unterschiedliche Instruktionen gegeben wurden (s. "spezielle Methodik"). Die Ergebnisse waren unabhängig davon, welche Reihe über und unter der Mittellinie lag. Für jede der Versuchsbedingungen zeigten die Messungen der vertikalen



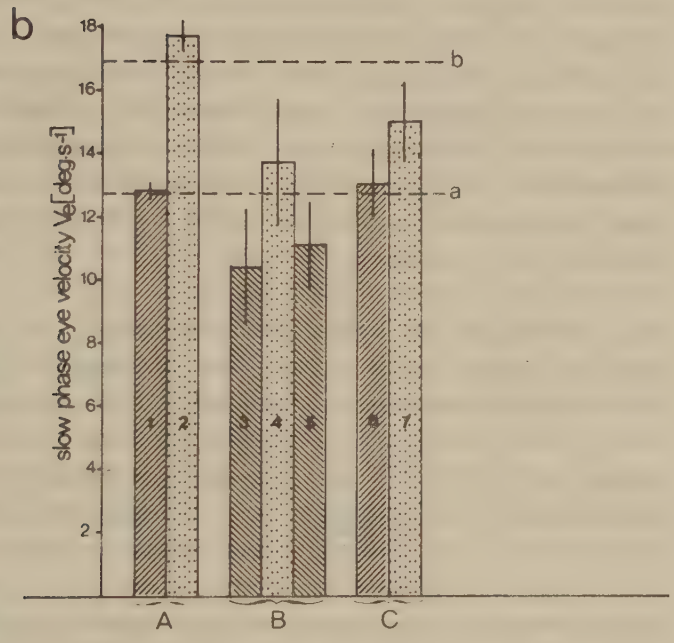


Abb. 32: (a) Stimulus-Muster mit 2 Punktreihen für die Experimente, deren Ergebnisse in den Abbildungen 32-35 gezeigt werden. P_{s1} = 0.84°, P_{s2} = 1.13°. (b) Die Winkelgeschwindigkeiten langsamer Sigma-OKN-Phasen wurde über 15-20 Einzelmessungen während verschiedener Instruktionen für die VPs gemittelt; angegeben sind Mittelwerte ± 1 Standardabweichung. A: Fovealer Schaunystagmus: Mit dem Blickzentrum wurde aufmerksam die Sigma-Bewegung der P_{s1}-Punktreihe (A1) oder der P_{s2}-Punktreihe (A2) verfolgt. Blitzfrequenz 15/s. Die Werte $P_{s1} \cdot f_s$ und $P_{s2} \cdot f_s$ entsprechen den horizontalen gestrichelten Linien b und a. B: Fovealer Stiernystagmus: Das Blickzentrum wurde entlang der P_{s1}-Punktreihe (B3), der P_{s2}-Punktreihe (B4) oder entlang der Mittellinie (parafovealer Stiernystagmus, B5) geführt. C: Parafovealer Schaunystagmus: Das Blickzentrum bewegte sich entlang der horizontaler Mittellinie zwischen den Punktreihen, die VP beachtete dabei entweder die P_{s1}-Punktreihe (C6) oder die P_{s2}-Punktreihe (C7) (COLLEWIJN, CURIO and GRÜSSER, 1982).

Augenposition eine nahezu vollständige Abwesenheit vertikaler Saccaden und Driftbewegungen.

(a) Fovealer Sigma-OKN

Während eines mit hoher Aufmerksamkeit durchgeführten Sigma-OKN entlang der oberen oder der unteren Reihe (Instruktion 4a), der ter BRAAKs fovealen Schaunystagmus entsprach, nahm $\bar{v}_e$ näherungsweise die theoretischen Werte nach Gl. (1) an (Abb. 32B). Der Geschwindigkeits-Verstärkungsfaktor der Folgebewegungen ($\bar{v}_e/(P_s \cdot f_s)$) fiel jedoch während Folgebewegungen ohne konzentrierte Aufmerksamkeit auf einen Wert um 0.8 (4b: fovealer Stiernystagmus).

Dies bestätigte die Ergebnisse von ADLER et al. (1981); zusätzlich zeigte es, daß, wenn zwei Bewegungsreize mit unterschiedlichen Geschwindigkeiten die Retina stimulieren, und einer von ihnen die Fovea überquert, die Geschwindigkeit dieses letzten die motorische Antwort dominiert, wenn die Aufmerksamkeit auf ihn, d.h. auf die foveale Stimulation, gerichtet ist. Wenn spezielle Aufmerksamkeit weder auf den fovealen noch den peripheren Stimulus gerichtet ist, ist der dann zu beobachtende Stiernystagmus dennoch weitgehend durch den fovealen Stimulus bestimmt.

(b) Parafovealer Sigma-OKN

Nach Initiation des Sigma-OKN bewegten die VPs ihr Blickzentrum entlang der horizontalen Mittellinie und verfolgten aufmerksam die Scheinbewegung entweder der oberen oder der unteren Punktreihe (4d: parafovealer Schaunystagmus). Die mittlere Augengeschwindigkeit unterschied sich für diese beiden Bedingungen (Aufmerksamkeit für die obere Reihe vs. Aufmerksamkeit für die untere Reihe) signifikant (t-Test, $p < 0.01$); die Werte tendierten dabei gegen die entsprechenden Meßwerte,

die für einen fovealen Schaunystagmus entlang der jeweiligen Reihe erhalten worden waren. Dies zeigt, daß einer von zwei peripheren Bewegungsreizen kontinuierlich für die Generierung von Folgebewegungen selektiert werden kann.

Die VP konnte leicht ihre Aufmerksamkeit von einer Punktreihe zur anderen verschieben; wenn diese Aufmerksamkeitsverschiebung durch ein akustisches Signal getriggert wurde (4e), änderte sich die Geschwindigkeit der langsamen Sigma-OKN-Phasen wie entsprechend Gl. (1) erwartet. Diese Änderung hing davon ab, wie sorgfältig die VP ihre räumlich-selektive visuelle Aufmerksamkeit von einer zur anderen Reihe ohne entsprechende Bewegung des Blickzentrums verschob. Abb. 33 zeigt, daß die mittlere momentane Augengeschwindigkeit näherungsweise den Geschwindigkeitssprüngen folgt, die zum Zeitpunkt des akustischen Triggersignals eingezeichnet sind: Die durchgezogenen Linien repräsentieren einen theoretischen Verstärkungsfaktor von 1 entsprechend Gl. (1), die gestrichelten Linien hingegen Geschwindigkeitsniveaus entsprechend den steady-state-gains, die experimentell unter der Bedingung 4d (parafovealer Schaunystagmus) erhalten wurden.

Es ist offensichtlich, daß die Auswahl eines peripheren Eingangs für die Erzeugung von Folgebewegungen nicht einmalig während der Initiation des Folgebewegungsvorganges erfolgt, sondern daß die nach peripher gerichtete visuelle Aufmerksamkeit willentlichen Verschiebungen zugänglich ist. Da die Triggersignale periodisch auftraten und somit eine Prädiktion möglich war, können weder die Reaktionszeit noch die Form der Geschwindigkeitsübergänge aufgrund dieser Studie beurteilt werden. Es sei außerdem angemerkt, daß die VPs sich anfänglich stark darauf konzentrieren mußten, n i c h t während der Verschiebung der Aufmerksamkeit nach oben oder unten zu saccadieren.

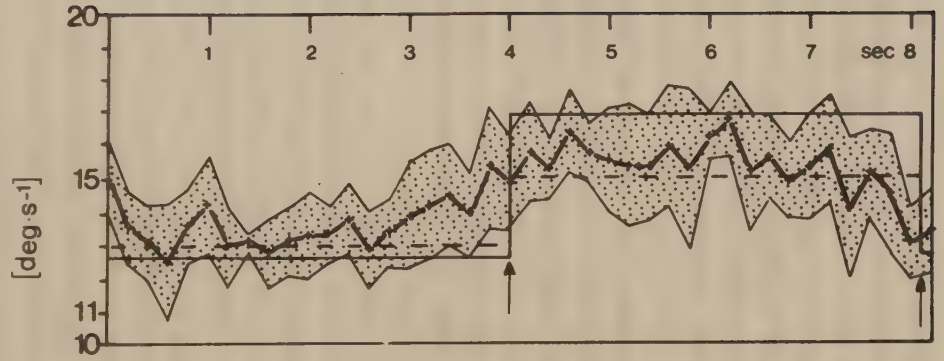


Abb. 33: Experiment mit dem Stimulus-Muster aus Abb. 32a. Das Blickzentrum wurde entlang der horizontalen Mittellinie geführt. Auf ein alle 4.1 Sekunden wiederholtes akustisches Signal hin (Pfeile) verschob die VP ihre Aufmerksamkeit von der oberen zur unteren Punktreihe und umgekehrt. Die Geschwindigkeit langsamer Sigma-OKN-Phasen wurde alle 200 ms bestimmt; Mittelwerte und Standardabweichungen aus 133 Ereignis-Zyklen. Gestrichelte Linien entsprechend den "steady state" Werten aus Abb. 32b (C6, C7). Offensichtlich antizipierte die VP die akustischen Signale (COLLEWIJN, CURIO and GÜSSER, 1982).

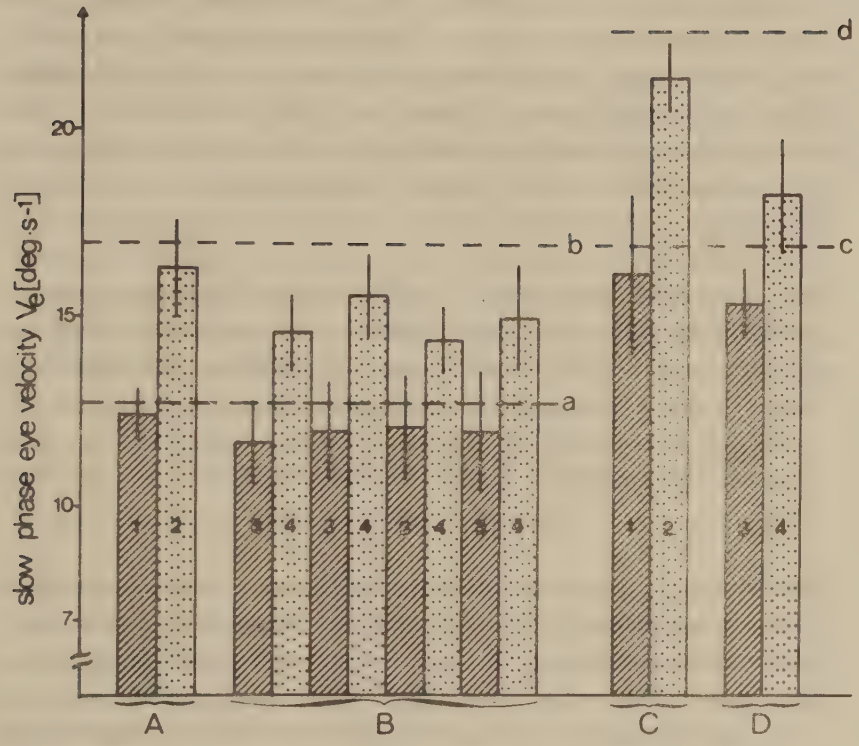


Abb. 34: Verwendung des Stimulus-Musters von Abb. 32a. (A), (B): 15 Blitze/s. (C), (D): 20 Blitze/s. (A), (C): Die VP verfolgte mit dem Blickzentrum die P_{s1}-Punktreihe (A1, C1) oder die P_{s2}-Punktreihe (A2, C2). (B), (D): Die VP verfolgte mit dem Blickzentrum die horizontale Mittellinie und verschob aus eigenem Antrieb alle 6 bis 10 Sekunden ihre Aufmerksamkeit von der P_{s1}- zu der P_{s2}-Punktreihe und zurück, während ihr Blickzentrum auf der Mittellinie verblieb. Messungen von wiederholten Durchführungen (B3, B4). Strichlinien entsprechen einem jeweiligen Verstärkungsfaktor von 1: a = P_{s1}·15/s; b = P_{s2}·15/s; c = P_{s1}·20/s; d = P_{s2}·20/s. (COLLEWIJN, CURIO and GRÜSSER, 1982).

Mit einer der VP wurden zwei Experimentalsitzungen mit demselben Programm durchgeführt, in der zweiten Sitzung wurde die VP jedoch aufgefordert, ihre Aufmerksamkeit spontan von der oberen zur unteren Reihe und umgekehrt zu verschieben (4f) und diesen Wechsel verbal mit "oben" und "unten" anzuzeigen. Durch externe (Klicks) wie auch interne Auslösung des Aufmerksamkeitswechsels wurden im wesentlichen vergleichbare Daten erhalten (vgl. Abb. 34).

Bei Sigma-Folgebewegungen ohne konzentrierte Aufmerksamkeit entlang der Mittellinie (4c: parafovealer Stiernystagmus) lag $\bar{v}_e$ zwischen den $\bar{v}_e$-Werten, die bei fovealem Stiernystagmus entlang den einzelnen Reihen erhalten worden waren; d.h. ohne räumlich gerichtete Aufmerksamkeit beeinflussen beide peripheren Bewegungsstimuli die Blickgeschwindigkeit (Abb. 32B, B5).

In allen in diesem Abschnitt beschriebenen Experimenten war die wahrgenommene Geschwindigkeit der Sigma-Bewegung der beiden Reihen unabhängig von der retinalen Position des entsprechenden Stimulus-Musters, vom Aufmerksamkeitsgrad sowie von der räumlichen Ausrichtung der Aufmerksamkeit, solange die Sigma-Bewegungswahrnehmung nicht zusammenbrach. Entsprechend blieb auch die wahrgenommene Differenz zwischen den Sigma-Geschwindigkeiten der beiden Punktreihen dieselbe. Dieses Ergebnis weist auf eine lineare Summation von Sigma- und Phi-Bewegungssignalen innerhalb des zentralen visuellen Systems hin (vgl. BEHRENS and GRÜSSER, 1982; BENSEL, 1982).

Zusammenfassend ist festzuhalten: Wenn die Fovea - bei Führung entlang der horizontalen Mittellinie - frei von retinalen Bildgeschwindigkeiten ist,
(a) können sich ohne räumlich-selektive Aufmerksamkeit zwei periphere Bewegungsreize unterschiedlicher Geschwindigkeiten in ihrem Effekt bezüglich der Generierung von glatten Augen-

bewegungen tendenziell "ausmittelnd" kombinieren (4c), und (b) ist die VP in der Lage, selektiv ihre Aufmerksamkeit einem von zwei kompetierenden peripheren Bewegungsreizen zuzuwenden (4d-f) und so das retinale Signal zu bestimmen, das für die Generierung von Folgebewegungen effektiv ist; diese Selektion kann für Minuten aufrechterhalten oder gemäß einem akustischen Triggersignal geändert werden. Umgekehrt stellt die momentane Folgebewegung einen externen Indikator für die gegenwärtige Ausrichtung der Aufmerksamkeit dar. Diese Diskriminatorfunktion würde noch klarer hervortreten als in Abb. 33, wenn man - ohne den Arbeitsbereich des Folgesystems zu überschreiten - die Geschwindigkeitsdifferenz der beiden Bewegungsreize vergrößern würde.

5. Zielselektion unter Konfliktstimulation

Der Einfluß von räumlich-gerichteter visueller Aufmerksamkeit und Zielselektion auf die Kontrolle von Folgebewegungen wurde noch deutlicher in Experimenten, in denen entweder foveal/extrafoveale Konfliktstimulation oder ein "intrafoveales" Konfliktmuster verwandt wurde.

(a) Ausrichtung der Aufmerksamkeit auf parafoveale Bewegungswahrnehmungen während Stimulation der Fovea durch andere scheinbewegte Muster

In den Experimenten mit extrafovealen Folgebewegungen (4c-4f) hatte die VP einen von zwei peripheren Bewegungsstimuli zu selektieren. Da die Fovea über die horizontale Mittellinie bewegt wurde, konnte keine foveale Bildgeschwindigkeit mit diesem peripheren Selektionsprozeß interferieren.

Das folgende Experiment (4g) sollte klären, ob die VPs ein extrafoveales Ziel auch verfolgen konnten, wenn ihre Fovea

gleichzeitig durch ein anderes, mit einer unterschiedlichen Geschwindigkeit scheinbewegt gesehenes Muster stimuliert wurde. Die VP wurde aufgefordert, mit der Fovea einen Sigma-OKN entlang einer der Punktreihen der Abb. 32A zu initiieren und ihre Aufmerksamkeit alle 20-30 Sekunden von der fovealen Punktreihe zur peripheren Punktreihe und wieder zurück zu verschieben, dabei jedoch mit dem Blickzentrum stets auf der initial selektierten Punktreihe zu verbleiben. Dieses Vorgehen wurde mehrere Male wiederholt, die mittlere Augengeschwindigkeit $\bar{v}_e$ wurde für diese beiden Bedingungen separat gemessen (EOG). Es wurde deutlich, daß die Verschiebung der Aufmerksamkeit zum parafovealen Bewegungsreiz die Geschwindigkeit der langsamen Sigma-OKN-Phase in der Weise veränderte, daß die "Aufmerksamkeitsfovea" und nicht nur die retinale Fovea wesentlich in die Kontrolle von Augenbewegungen einbezogen ist. Wenn beide zusammenfielen, wurde jedoch die beste Näherung von $\bar{v}_e$ an die Werte von Gl. (1) erhalten (Abb. 35).

(b) Intrafovealer Konflikt

Es wurde ein Muster verwendet, daß einen kontinuierlichen Konflikt zwischen zwei scheinbewegt gesehenen Stimuli schuf, die gleichzeitig, aber mit verschiedenen Geschwindigkeiten über die Fovea liefen. Wenn die VP Sigma-Bewegungen und Sigma-OKN mit dem Punkt/Streifenmuster (Abb. 26C) initiierte und dabei die Aufmerksamkeit auf die Streifenreihe richteten, so entsprach die Geschwindigkeit $\bar{v}_e$ der langsamen Sigma-OKN-Phase $P_{sl} \cdot f_s$.

Gleichzeitig wurde dabei die Punktreihe in schnellerer Bewegung als die Streifenreihe gesehen. Diese Geschwindigkeitsdifferenz der Scheinbewegungen änderte sich nicht, wenn die VP auf Kommando ihre Aufmerksamkeit und ihr Blickzentrum zu der scheinbewegten Punktreihe verschob. $\bar{v}_e$ nahm dann auf einen Wert $P_{s2} \cdot f_s$ zu, während die Geschwindigkeit der Schein-

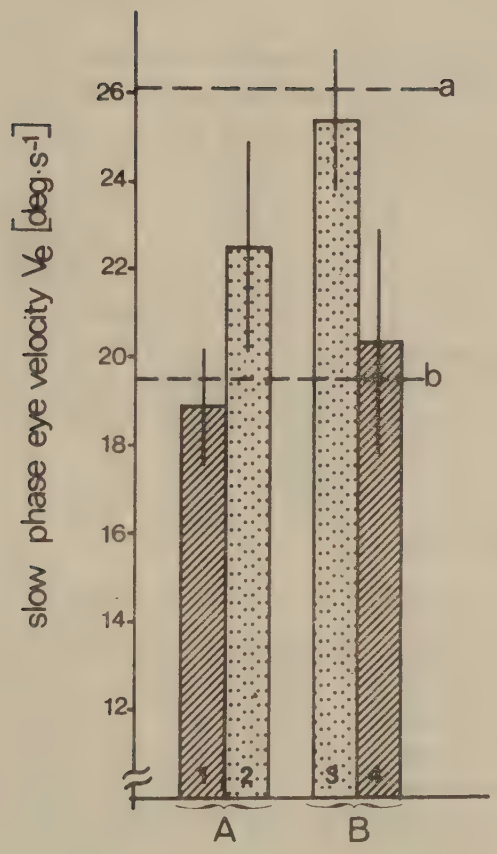


Abb. 35: Horizontaler Sigma-OKN durchgeführt mit dem Muster aus Abb. 32a ohne die Mittellinie. P_{s1} = 1.30°, P_{s2} = 1.74°; 15 Blitze/s; vertikaler Punktreihen-Abstand: 7.8°. Experimente mit intra/extrafovealer Konfliktstimulation. (A): Führung der Fovea entlang der Punktreihe P_{s1}; (B): Führung der Fovea entlang der Punktreihe P_{s2}. (A1) und (B3): Aufmerksamkeit auf den jeweils fovealen Stimulus gerichtet; (A2) und (B4): "Konfliktsituation" mit gegen den jeweils extrafovealen Stimulus gerichteter Aufmerksamkeit. Horizontale a entspricht also dem 'Zielwert' $P_{s2} \cdot f_s$ für (A2) und (B3), die Horizontale b dem 'Zielwert' $P_{s1} \cdot f_s$ für (A1) und (B4) (COLLEWIJN, CURIO and GRÜSSER, 1982).

bewegungen dieselbe blieb, d.h. die wahrgenommenen Geschwindigkeiten waren unabhängig davon, welches Muster für die Folgebewegung selektiert wurde (Abb. 36). Dies weist darauf hin, daß Aufmerksamkeitsverschiebungen von einem Muster zum anderen möglich sind, wenn diese beiden periodischen Muster einander foveal überlagert waren; des weiteren scheinen retinale Verschiebungssignale und Efferenzkopiesignale linear addiert zu werden, wobei sich ein Geschwindigkeitssignal ergibt, das die Wahrnehmung der Objektbewegung im extrapersonalen Raum beschreibt. Wenn die VP die scheinbewegte Punktreihe verfolgte, wurden die retinalen Versetzungssignale (Phi-Signale) der Streifenreihe von den v_e-Efferenzkopiesignalen subtrahiert. Im Falle der Fixation der Streifenreihe addierten sich die retinalen Phi-Signale der Punktreihe zur v_e-Efferenzkopie.

6. Kontrollexperimente

Die in den vorausgehenden Abschnitten beschriebenen Experimente waren Teil einer umfassenden Studie über Sigma-Bewegung und Sigma-OKN (Überblick bei ADLER et al., 1981). Die Erklärung von Sigma-Phänomenen basiert auf der Hypothese, daß in Sigma-Experimenten die Bewegungswahrnehmung und die Kontrolle von Augenfolgebewegungen bzw. von langsamen Sigma-OKN-Phasen abhängig von Efferenzkopiesignalen sind. Retinale Fehlersignale (Versetzungssignale) treten auf, wann immer v_e ungleich $P_s \cdot f_s$ ist, und dienen als Korrektursignale für v_e. Sobald die aktive Folgebewegungskomponente unterbrochen ist, endet beim Sigma-Paradigma die Bewegungswahrnehmung, da keine retinalen Positionsänderungssignale vorhanden sind. Mit sich tatsächlich bewegenden Stimuli setzt sich jedoch die Bewegungswahrnehmung fort, auch wenn die Augenfolgebewegungen unterbrochen sind ("afferente" visuelle Bewegungswahrnehmung, GRÜSSER und GRÜSSER-CORNEHLS, 1969; JUNG, 1973). Unabhängig von der Tatsache, daß Sigma-Bewegung eine kontinuierliche, hochkonzen-

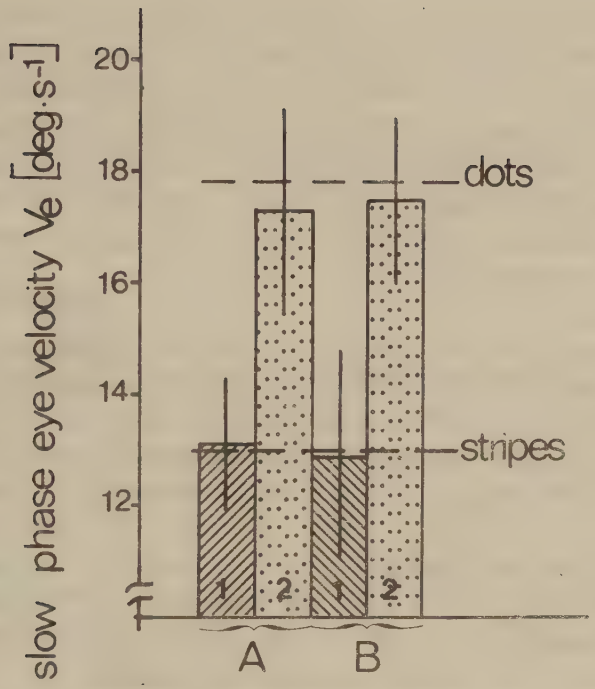


Abb. 36: Ergebnisse eines Experimentes mit intrafovealer Konfliktstimulation (Muster aus Abb. 26c, EOG-Messungen; Mittelwert $\bar{v}_e$ und Standardabweichungen aus 15 Einzelwerten; horizontaler Sigma-OKN); A und B sind Wiederholungen des Experimentes. Die Werte der Kolumnen (1) wurden während Aufmerksamkeitsverlagerung zu der Sigma-Bewegung der Streifen erhalten, die Werte der Kolumnen (2) während Beachtung der Sigma-Bewegung der Punktreihe. Die mittlere Augengeschwindigkeit änderte sich offensichtlich mit der Verschiebung der Aufmerksamkeit von Punktreihe zur Streifenreihe. Die wahrgenommene Geschwindigkeit der Sigma-Bewegungen der Punkte und der Streifen wurde davon nicht beeinflußt (COLLEWIJN, CURIO and GRÜSSER, 1982).

trierte Aktivierung von Blickfolgemechanismen erfordert, besteht kein Grund anzunehmen, daß die in den vorausgehenden Abschnitten beschriebenen Effekte von räumlich-selektiver visueller Aufmerksamkeit nicht auch nachzuweisen wären, wenn sich tatsächlich bewegende Muster anstelle von Sigma-Bewegungsmustern verwandt werden. Dies wurde durch einige orientierende Kontrollexperimente, die im folgenden beschrieben werden, bestätigt.

Das Stimulus-Muster, zwei sich horizontal bewegende Reihen vertikaler Hell-Dunkel-Streifen, wurde auf einem Oszilloskopschirm erzeugt, der 30 cm vom fixierten Kopf der VP entfernt war. Die Messung der horizontalen Augenposition erfolgte mittels DC-EOG. Dabei wurden die folgenden Resultate erhalten:

(a) In Übereinstimmung mit den Ergebnissen von CHENG and OUTERBRIDGE (1975), DUBOIS and COLLEWIJN (1979) und van DIE and COLLEWIJN (1982) war ein OKN durch extrafoveale Stimuli auslösbar. Die mittlere Augengeschwindigkeit der langsamen Phasen eines mit hoher Aufmerksamkeit durchgeführten extrafovealen OKNs war jedoch immer etwas kleiner als mit einem hochkonzentriert durchgeführten fovealen OKN.

(b) Wenn zwei vertikale Streifenmuster mit derselben räumlichen Periode P_s sich im extrafovealen Bereich über- und unterhalb einer horizontalen Fixationsmittellinie mit verschiedenen Winkelgeschwindigkeiten v_{s1} und v_{s2} horizontal bewegten, waren die langsamen OKN-Phasen schneller, wenn die räumlich-selektive visuelle Aufmerksamkeit (nicht jedoch das Blickzentrum) auf das schnellere Stimulus-Muster gerichtet war, als wenn die Aufmerksamkeit gegen das langsamere Muster gerichtet war.

(c) Die Feststellung von Abschnitt (b) galt auch, wenn die sich mit verschiedenen Geschwindigkeiten bewegenden Stimulus-

Muster unterschiedliche räumliche Frequenzen hatten. Eine mögliche Interaktion und deren Auswirkungen auf v_e zwischen räumlicher Frequenz und v_s wurde hier nicht weiter untersucht. Wenn die räumlichen Frequenzen unterschiedlich, v_{s1} und v_{s2} jedoch gleich waren, wurde keine Differenz in den Geschwindigkeiten der Stimulus-Muster wahrgenommen.

III. DISKUSSION

Die Kontrolle von glatten Augenfolgebewegungen und von langsamen OKN-Phasen hängt nicht nur von externen Stimulus-Parametern (Größe, Geschwindigkeit, Bewegungsrichtung) ab, sondern auch von verschiedenen anderen Faktoren, z.B. dem stimulierten Anteil der Retina (visueller Feld-Faktor), dem Grad von allgemeiner und visueller Aufmerksamkeit, der Ausrichtung räumlich-selektiver Aufmerksamkeit und von willentlichen oder kognitiven Entscheidungen. Diese Faktoren werden im folgenden einzeln diskutiert.

1. Der visuelle Feld-Faktor

Während des aufmerksamen Verfolgens eines einzelnen bewegten Objektes scheint die Fovea über die retinale Peripherie "zu dominieren". Das verfolgte Objekt wird in der Regel "automatisch" durch Saccaden auf der Fovea abgebildet. Es gibt jedoch experimentelle Hinweise, daß das okulomotorische System auch extrafoveale Ziele zur Generierung von Folgebewegungen nutzen kann.

WINTERSON and STEINMAN (1978) fanden beim Menschen, daß "eccentric smooth pursuit is easily accomplished with no practice", und MICHALSKI et al. (1977) konnten bei Katzen, deren horizontale Augenbewegungen durch prätrigeminale Hirnstamm-

durchtrennung ausgeschaltet waren, einen vertikalen Augenfolgereflex von der retinalen Peripherie her auslösen.

Eine zweite Gruppe von Experimenten behandelt die Generierung von OKN durch alleinige Stimulation der retinalen Peripherie während Ausschaltung der Fovea durch ein artifizielles Skotom. In diesen Berichten wird ausdrücklich die Wichtigkeit der Aufmerksamkeitszuwendung hervorgehoben: CHENG and OUTERBRIDGE (1975) wiesen ihre VPs an, "to track the moving images with peripheral vision", und DUBOIS and COLLEWIJN (1979) forderten ihre VP auf, "to switch his attention to the periphery".

In derartigen experimentellen Ansätzen ist es jedoch möglich, daß die Skotome selbst zu den Folgebewegungen beitragen: Sie könnten als schwarze, das Muster verdeckende Scheiben wahrgenommmen worden sein, die wie dunkle Nachbilder langsam von einem gleichfalls, nur schneller bewegten Hintergrund vorbeizögen; dieser möglicherweise interferierende Effekt ist durch die Verwendung der horizontalen Mittellinie innerhalb eines auf dem horizontalen Meridian ansonsten konturlosen Hintergrundes ausgeschlossen.

Ferner ist allen diesen Experimenten gemeinsam, daß nur ein einziger, uniformer Bewegungsreiz auf der peripheren Retina vorlag. Durchaus in Einklang mit den Ergebnissen dieser Studien könnte man daher auch argumentieren, daß eine "allgemeine" Umschaltung der Aufmerksamkeit von foveal nach peripher für die Generierung von Folgebewegungen oder für die Verstärkung eines OKN ausreichen könnte. Tatsächlich gibt es psychophysische Befunde (z.B. NELSON's (1974) "ant-hill-effect"), die für solch antagonistische "'distributed' versus 'focal' percepts" sprechen. Nur wenn wenigstens zwei Bewegungsreize mit unterschiedlichen Geschwindigkeiten (wie z.B. in Experiment (4)) die periphere Retina stimulieren, ist es

möglich, objektiv zwischen einem weiterverteilten Anheben der peripheren Aufmerksamkeit und einer räumlich-selektiven Aufmerksamkeitsfokussierung zu unterscheiden.

In den open-loop-Experimenten mit bewegten Stimulus-Mustern, die die zentrale Retina aussparten, wurde gezeigt, daß die Verstärkungsfaktoren für Folgebewegungen oder OKN stets niedriger waren, wenn ausschließlich die periphere Retina stimuliert wurde (CHENG and OUTERBRIDGE, 1975; DUBOIS and COLLEWIJN, 1979; van DIE and COLLEWIJN, 1982). Ähnliche visuelle Feldeffekte wurden beim Menschen und beim Affen nachgewiesen, wenn die Retina eines immobilisierten Auges mit optokinetischen Mustern stimuliert wurde, die auf bestimmte Teile des visuellen Feldes beschränkt waren, und der OKN des anderen, mobilen Auges registriert wurde (KÖRNER, 1972; KÖRNER and SCHILLER, 1972).

Dieser "visuelle Feld-Faktor" bei der Kontrolle von Folgebewegungen und langsamen OKN-Phasen wurde auch beim Sigma-OKN bestätigt: Der Verstärkungsfaktor eines Sigma-OKN erreicht 1, wenn das scheinbewegte visuelle Muster aufmerksam mit der Fovea verfolgt wird, während er auf Werte von 0.8-0.9 reduziert ist, wenn das Stimulus-Muster auf die periphere Retina beschränkt ist (vgl. BEHRENS and GRÜSSER, 1979; ADLER et al., 1981). Wann immer ein Folgebewegungs- oder OKN-Verstärkungsfaktor nahe 1 aus elektrooculographischen Aufzeichnungen abgeleitet wird, sind jedoch Begrenzungen der Methode in Rechnung zu stellen. Unter Verwendung der elektromagnetischen Induktionsmethode zeigten kürzlich COLLEWIJN et al. (1981), daß auch in hochaufmerksamen VPs kleine Saccaden (unterhalb der Auflösungsgrenze des Elektrookulogramms) der Folgebewegungskomponente überlagert sind. Dies wurde auch für Studien mit Sigma-OKN und Sigma-Folgebewegungen bestätigt (BEHRENS and GRÜSSER, 1985).

In Bezug auf nicht-foveale Folgebewegungen erfordert eine dritte Forschungsrichtung einen ausführlicheren Kommentar: Schon vor rund einem halben Jahrhundert zeigte ter BRAAK (1936), daß

"pursuit movements in the sense of look fixation can also be elicited by stimulation of peripheral parts of the retina".

In Fortführung dieser Untersuchungen prägte STEINBACH (1976) das Konzept eines "pursuing the perceptual rather than the retinal stimulus"; im Prinzip stimulierten beide Experimentatoren ausschließlich die retinale Peripherie, grundlegend war dabei jedoch immer das Vorstellen eines unsichtbaren, gleichsam verborgenen Punktes des Zieles, bzw. seine Rekonstruktion aus peripheren Bewegungsinformationen, auf den die Fovea mit hoher Aufmerksamkeit ausgerichtet wurde. Was somit das Eingangssignal für das Folgebewegungssystem darstellte, war nicht primär der aktuelle periphere Bewegungsreiz, sondern vielmehr die gleichsam berechnete Bewegung eines konzeptuellen, visualiserten fovealen Ziels. Konsequenterweise sollten diese Folgebewegungen trotz nicht-fovealer Stimulation nicht als extrafoveal bezeichnet werden.

2. Einfluß der allgemeinen und der visuellen Aufmerksamkeit

Der zweite Faktor, der die Leistung bei Folgebewegungen und OKN beeinflußt, ist der Grad der allgemeinen Aufmerksamkeit, der vom Wachheitszustand der VP abhängt. Sobald sich die VP in einem Zustand mit niedriger Aufmerksamkeit befand, z.B. bei Ermüdung während eines längeren Experimentes, fiel der Folgebewegungs- und Sigma-OKN-Verstärkungsfaktor auf Werte von 0.8, auch wenn die Fovea bei der Kontrolle der Augenbewegungen beteiligt war. Mit Ausnahme der Experimente, in denen

die VP explizit angewiesen worden war, ihre Aufmerksamkeit in Bezug auf das Sigma-Muster zu erniedrigen, wurden alle Daten während hoher allgemeiner Aufmerksamkeit seitens der VP erhoben. Die VPs befanden sich gleichfalls in einem Status von maximaler visueller Aufmerksamkeit (DICHGANS und JUNG, 1969; DICHGANS et al., 1973; JUNG, 1978), da Stimuli anderer Modalitäten minimal waren und keine anderen mentalen Verrichtungen gefordert waren, außer die Aufmerksamkeit auf die Sigma-Bewegung zu fokussieren.

Seit den Arbeiten von ter BRAAK (1936) ist bekannt, daß die Geschwindigkeit der langsamen OKN-Phasen nicht nur von der Stimulus-Geschwindigkeit, sondern auch vom Typus der Aufmerksamkeit der VP abhängt (Schaunystagmus oder Stiernystagmus). Diese Unterscheidung konnte auch beim Sigma-OKN reproduziert werden (Abb. 28). Wenn die VP sich auf die Durchführung fovealer Augenfolgebewegungen konzentrierte, war die Konstante k der Gl. (1) im Mittel gleich 1, fiel jedoch signifikant unter den Wert 1, wenn die VP in einem Status reduzierter Aufmerksamkeit einen Sigma-Stiernystagmus durchführte (Abb. 29A). Eine vergleichbare Reduktion des Verstärkungsfaktors wurde auch beobachtet, wenn die Fovea über ein leeres Feld bewegt wurde, und das Streifenmuster auf den peripheren Teil der Retina begrenzt war (BEHRENS and GRÜSSER, 1979).

Einige VPs sind in der Lage, willkürlich glatte Augenfolgebewegungen in Dunkelheit, über einem leeren weißen Feld oder entlang einer stationären geraden Linie zu generieren (GERTZ, 1920; HEYWOOD, 1972, 1973; vgl. auch Abb. 25). Für die meisten VPs ist jedoch ein foveales Fehlersignal zur Kontrolle visueller Augenbewegungen notwendig. In Experiment (1) wurde gezeigt, daß während einer mit hoher Aufmerksamkeit durchgeführten Folgebewegung dieses foveale Fehlersignal sowohl im Geschwindigkeits- wie auch im Positionsbereich minimiert werden konnte: neben einem Geschwindigkeits-Verstärkungsfaktor

von 1 konnte das Blickzentrum (die foveola) eng an das Ziel gekoppelt werden. Nur unter dieser Bedingung, in der weder ein Geschwindigkeits- noch ein Positionsfehler verfügbar ist, ist es offensichtlich, daß ein mit dem blickmotorischen Kommando korreliertes Signal (Efferenzkopie oder proprioceptives Monitoring) den Eingang für das Blickfolgebewegungssystem darstellen und die Geschwindigkeitswahrnehmung bestimmen muß. Die Ergebnisse dieser Studie zeigen, daß diese Bedingung nicht auf eine artifizielle Stimulation mittels fovealer Nachbilder begrenzt ist, sondern auch während "natürlicher", mit hoher Aufmerksamkeit durchgeführter Folgebewegungen erfüllt sein kann.

Wenn die Aufmerksamkeit erniedrigt war, sank auch v_e; dabei nahmen die VPs jedoch keine Änderung der Stimulus-Geschwindigkeit wahr. Dies weist darauf hin, daß vor der Wahrnehmungsebene eine lineare Summation von Efferenzkopiesignalen und retinalen Positionsänderungssignalen (bzw. retinalen Geschwindigkeitssignalen) stattgefunden hat. Dies gilt offensichtlich auch für Folgebewegungen oder OKN, die durch real bewegte Objekte oder optokinetische Muster hervorgerufen werden (gegensätzliche Befunde für OKN siehe jedoch bei DICHGANS et al., 1969),. Die relative Verteilung zwischen retinalen Bildgeschwindigkeitssignalen oder Positionsfehlern (Abstand vom fovealen Zentrum) und der durch Efferenzkopiesignale repräsentierten Augengeschwindigkeitskomponente hing vom Grad allgemeiner und visueller Aufmerksamkeit ab. Je höher dieser war, desto kleiner waren die retinalen Fehlersignale, und desto größer war die Efferenzkopiekomponente, die jeweils zur visuellen Bewegungswahrnehmung und Blickbewegungskontrolle beitrugen.

3. Räumlich-selektive visuelle Aufmerksamkeit

Die räumlich gerichtete visuelle Aufmerksamkeit ist vom Blickzentrum während Fixationsaufgaben separierbar (vgl. POSNER, 1980). Es wurde daher auch die Beziehung zwischen Fovea und Aufmerksamkeit bezüglich ihres Beitrages zur Kontrolle von Augenfolgebewegungen untersucht. - "Perceptuelle" Stimuli können Folgebewegungen induzieren (STEINBACH, 1976); es wurde gezeigt (Experiment (2)), daß diese Art von Eingangssignal effektiv auch für die visuomotorische Illusion der Sigma-Bewegung war. Sowohl für real-foveale wie auch für perceptuell-foveale Ziele fallen jedoch weiterhin das Blickzentrum und der Aufmerksamkeitsfokus zusammen.

Die Ergebnisse von Experiment (4) zeigen, daß die Mechanismen räumlich-selektiver visueller Aufmerksamkeit jedoch auch unabhängig von denen der Foveation bei der Kontrolle von Blickfolgebewegungen operieren können. Immer wenn die "Aufmerksamkeitsfovea" nicht mit der retinalen Fovea zusammenfällt, kontrolliert jener Teil der Retina, der der Aufmerksamkeitsfovea entspricht, die Augenfolgebewegungen und die Geschwindigkeit der langsamen Sigma-OKN-Phase. Dies wurde nicht nur in den Experimenten demonstriert, in denen die Aufmerksamkeit während Sigma-OKN zwischen zwei "kompetierenden" Teilen der peripheren Retina verschoben wurde, sondern auch in den Experimenten, in denen die Aufmerksamkeit auf ein über die periphere Retina bewegtes Stimulus-Muster gerichtet war: Ein sich gleichzeitig durch die Fovea bewegendes Stimulus-Muster war dann in Bezug auf seinen Einfluß auf die Folgebewegungskontrolle nahezu ausgeschaltet.

Es wurde somit gezeigt, daß räumlich-selektive visuelle Aufmerksamkeit eine effektive Kontrolle des Eingangssignals für die Generierung glatter Augenfolgebewegungen darstellt; die leicht meßbare, momentane Folgebewegung kann somit als exter-

ner Indikator für die gegenwärtige interne Ausrichtung der Aufmerksamkeit genommen werden.

Bezüglich der als "fovealer Gleitschiene" verwandten horizontalen Mittellinie (Abb. 32A) ergibt sich die Frage, ob es generell möglich ist, entlang einer gerade durchgezogenen Linie etwa b e l i e b i g e Augenfolgebewegungen durchzuführen.

Hierzu führten KOMMERELL und KLEIN (1971) aus:

"Bei ruhendem Kopf kann eine gleitende Augenbewegung vor einem Gesichtsfeld mit stehenden Konturen nicht willkürlich ausgeführt werden. So ist es z.B. nicht möglich, den Blick an einer geraden Linie entlang kontinuierlich gleiten zu lassen. ... eine gleitende Augenbewegung ist bei ruhendem Kopf nur in Bindung an ein führendes Objekt auszulösen."

HEYWOOD (1973) berichtete, daß

"three out of five subjects were able to generate smooth movements in their preferred directions along a continuous black line in the absence of pointer movement".

Folgebewegungen entlang der Linie waren dabei eher unter einer stroboskopischen Beleuchtung (mit ca. 10 Blitzen/Sekunde) möglich. Wahrscheinlich dürften also die meisten VPs in der Lage sein, zumindest in Gegenwart eines peripher sich bewegenden "pointer" ihre Fovea entlang einer geraden Linie gleiten zu lassen; die beiden peripheren Bewegungsstimuli in Experiment (4) können als derartige "pointers" betrachtet werden, die sich mit unterschiedlichen Geschwindigkeiten bewegten.

4. Willentliche Entscheidungen und kognitive Faktoren

Die Verschiebung räumlich-gerichteter visueller Aufmerksamkeit während der Inspektion einer stationären visuellen Umgebung, die normalerweise zu saccadischer Foveation führt, hängt nicht nur von internen, "subjektiven" Faktoren ab, sondern auch davon, wie auffällig das entsprechende visuelle Stimulus-Muster ist (ENGEL, 1971, 1974, 1976). Aufmerksames Verfolgen eines sich bewegenden oder scheinbewegten Stimulus findet auch statt unter Bedingungen, wo eine "willentliche" Entscheidung zu treffen ist, welcher Weg für die weitere Folgebewegung auszuwählen ist. In den Experimenten mit dem Doppelkreismuster wurde eine solche Entscheidung jedesmal getroffen, wenn das Blickzentrum den beiden Kreisen gemeinsamen Punkt erreichte: Mittels visueller Aufmerksamkeit wurde aus zwei (vektoriell divergierenden) fovealen Bildgeschwindigkeiten diejenige selektiert, die als Eingangssignal für das Folgebewegungssystem genutzt werden sollte. In der Hierarchie der Folgebewegungskontrolle steht daher die Kategorie "Aufmerksamkeit" über der Kategorie "foveale Fehlersignale".

Eine Entscheidung unter kognitiver Kontrolle ist auch notwendig, wenn die Aufmerksamkeit intrafoveal verschoben wird (wie in den Konfliktexperimenten von Abschnitt (5)). Die Verschiebung des Blickzentrums von der Scheinbewegung der Punktreihe zu der der Streifenreihe und umgekehrt demonstriert den Effekt solch einer willentlichen, auf kognitive Faktoren gestützten Entscheidung für Augenfolgebewegungen. Daß die scheinbare Geschwindigkeit der zwei Reihen unabhängig davon war, welche der Reihen fixiert wurde, d.h. unabhängig von v_e, bekräftigt die Hypothese, daß efferente Sigma-Bewegung und afferente Phi-Bewegung sich linear addieren (BENSEL, 1982) und daß die Skalierung afferenter und efferenter visueller Bewegungswahrnehmung in diesem experimentellen Ansatz gleich groß ist.

5. Über die "ökologische Validität" verschiedener Prinzipien der neuronalen Kontrolle von Folgebewegungen

Die in diesem Abschnitt beschriebenen Daten zeigen die Bedeutung räumlich-gerichteter Aufmerksamkeit für die Kontrolle von Augenfolgebewegungen auf. Es ist zu fragen, welche "ökologische Validität" (NEISSER, 1975) dieser Funktion zugeschrieben werden kann.

In der Regel wird durch eine Folgebewegung die Fovea mit ihrer hohen visuellen Auflösungsfähigkeit an ein bewegtes Ziel zum Zwecke einer genaueren Strukturanalyse "angehängt". Zumindest zwei Situationen sind vorstellbar, in denen eine extrafoveale Kontrolle von Augen- oder Blickfolgebewegungen einen biologischen Vorteil bieten könnten: Zum einen Folgebewegungen bei niedrigen Helligkeitswerten, zum anderen der Vorgang einer Blickverschiebung zwischen zwei Folgebewegungszielen. Tatsächlich wurden beide Situationen unabhängig voneinander schon erkannt und beschrieben, jedoch ohne die Möglichkeit eines gemeinsamen zugrundeliegenden Prinzips zu abstrahieren, das in den hier beschriebenen Experimenten isoliert wurde.

Augenfolgebewegungen im skotopischen Helligkeitsbereich untersuchten WINTERSON and STEINMAN (1978); den biologischen Hintergrund ihrer Ergebnisse interpretierten sie wie folgt:

"Extrafoveal tracking has, in higher primates at least, one obvious function. It permits oculomotoring under scotopic conditions when the fovea is unable to see. Such needs have become less pressing in recent years, for humans at least, since artificial sources of illumination have come into widespread use. But man, through most of his evolutionary development, has been forced to use his peripheral oculomotor skills to move about at night".

Extrafoveale Folgebewegungen könnten daher als Überbleibsel aus den phylogenetischen Tagen primitiver, nachtaktiver Primaten angesehen werden.

Extrafoveale Kontrolle von langsamen, glatten Augenbewegungen ist jedoch auch unter photopischen Bedingungen sinnvoll. Verfolgt beispielsweise die VP ein größeres, bewegtes Objekt vor einem stationären Hintergrund und tastet zusätzlich mittels Saccaden verschiedene Teile des Objektes visuell mit der Fovea ab, ist hierbei das saccadische Abtastprogramm hauptsächlich unter fovealer Kontrolle, während die allgemeine Folgebewegung, auf die die Saccaden überlagert sind, auch durch parafoveale Signale kontrolliert wird. Eine andere Kombination fovealer und parafovealer Signale, die unterschiedliche Bewegungsfaktoren repräsentieren, kann auftreten, wenn eine große, in Bewegung befindliche Szene verfolgt wird, und innerhalb dieser Szene die Bewegung eines individuellen Zieles das Blickzentrum steuern soll. Dies ist der Fall, wenn man während des Gehens oder Laufens (translatorische Ganzkörperbewegungen) mit dem Blickzentrum als Ziel z.B. einen vor einem Wald fliegenden Vogel verfolgt. Die periphere Retina dürfte dabei - zusammen mit dem Vestibularapparat - die übergreifende Augenbewegung kontrollieren, wohingegen die foveale Retina die spezielle Folgebewegung für den sich relativ zu seinem Hintergrund bewegenden Vogel kontrolliert.

Solch eine Verteilung von sich gegenseitig ergänzenden Aufgaben zwischen fovealer und peripherer Retina ist noch offensichtlicher, wenn eine Saccade während einer Folgebewegung die Fovea nicht zwischen zwei gleichbewegten Teilen eines Objektes, sondern zwischen zwei unabhängigen Zielobjekten mit differierenden Bewegungsvektoren verschiebt. In Bezug auf derartige Blickverschiebungen zeigte ATKIN (1967, 1969) in seinen Arbeiten über "exchanging of pursuit targets", daß

"pre-saccadic image velocity information from peripheral retina might be used for setting post-saccadic ocular pursuit velocity",

und schloß, daß

"the evolution of mechanisms using pre-saccadic input to control post-saccadic pursuit may have been the simplest way to avoid (or at least to minimize) post-saccadic reductions of visual acuity".

Die Möglichkeit zu einer solchen Reduktion liegt in der Antwortverzögerung von ungefähr 125 ms des Folgesystems gegenüber Geschwindigkeitsänderungen begründet (ROBINSON, 1965).

ATKIN's Ergebnisse können durch folgendes Beispiel (GRÜSSER, persönliche Mitteilung) verdeutlicht werden: Während des Verfolgens, z.B. eines Vogelschwarms, werden Saccaden verwandt, um das Blickzentrum von einem Vogel zum nächsten zu verschieben. Dabei kann die Information über Richtung und Geschwindigkeit des jeweiligen Ziels im parafovealen, visuellen Feld einerseits zur Minimierung des Saccadenfehlers sowie andererseits zum korrekten Einsetzen der neuen Folgebewegung dienen, die das neue Ziel innerhalb der fovea centralis halten soll. In diesem Beispiel wird die Saccade zum neuen Ziel durch einen Mechanismus räumlich-selektiver visueller Aufmerksamkeit gesteuert, der den prä-saccadischen Bewegungsvektor des auf der peripheren Retina selektierten neuen Ziels in Rechnung stellt.

Der Unterschied zu den hier beschriebenen Ergebnissen liegt darin, daß bei ATKIN

"a small non-foveal region of retina may provide the dominant controlling input for saccade-associated pursuit initiation even in the presence of conflicting velocity information from fovea or from other parts of the retina".

In ATKIN's Studien war der Wechsel der Folgebewegungen zu einem neuen, peripheren Ziel also stets mit einer Foveationssaccade assoziiert.

Experiment (4) zeigt jedoch, daß die VP in der Lage war, durch Verschiebung der räumlich-selektiven visuellen Aufmerksamkeit allein, d.h. auch ohne korrespondierende Foveation, einen bestimmten Teil in der retinalen Peripherie als das "pursuit receptive field" (PRF) zu bestimmen, d.h. als den retinalen Bereich, dessen Eingangssignal den Vektor der Folgebewegung bestimmt. Diese Selektion konnte für Minuten aufrechterhalten sowie nach externen oder internen Kommandosignalen geändert werden; vice versa stellte die momentane Folgebewegung einen externen Indikator für den momentanen internen Selektionsprozeß dar.

Gemäß dem methodischen Ansatz in Experiment (4) gilt dies zumindest, wenn die Fovea frei von jeglicher retinaler Bildgeschwindigkeit entlang der horizontalen Mittellinie gleitet; da auch in ATKIN's Studie die Foveationssaccade stets vor einer Änderung der Augengeschwindigkeit auftrat, konnte jeweils die momentane foveale Schlupfgeschwindigkeit nicht mit der momentanen Augengeschwindigkeit in Konflikt treten. Die weitergehende Möglichkeit zur Zielselektion auch während intrafovealer oder intra/extrafovealer Konfliktstimulation wurde in Experiment (5) nachgewiesen und in den Diskussionsabschnitten (3) und (4) erörtert.

Die Unterscheidung zwischen PRF-Verschiebung und Foveationssaccade könnte eventuell auch zu einer weiteren Spezifizierung neurophysiologischer Befunde führen (GOLDBERG and BUSHNELL, 1981), nach denen im frontalen Augenfeld von Rhesusaffen Zellen existieren, die eine Verstärkung ihrer visuellen Antwort ausschließlich vor einer in ihr visuell-receptives Feld führenden Foveationssaccade zeigen. Möglicherweise

ist eine ähnliche Antwortverstärkung auch nach einer Verschiebung des PRF in das visuell-receptive Feld nachzuweisen; dabei riefe die interne Verschiebung von gerichteter visueller Aufmerksamkeit zwar auch eine oculomotorische Antwort (Änderung der Folgebewegungsgeschwindigkeit) hervor, diese wäre jedoch nicht mit einer Foveationssaccade assoziiert.

Auch für die Unterscheidung zwischen einer nach LAMONTAGNE (1973) als "attentional saccade" charakterisierbaren Aufmerksamkeitsverschiebung ("displacement of computational power") und "physical saccades" (Verschiebungen der Fovea) konnten BUSHNELL et al. (1981) in der Area 7 des posterioren parietalen Cortex beim Rhesusaffen eine Verstärkung visueller Antworten als neurophysiologisches Korrelat finden:

"the physiological mechanism of enhancement, which is movement independent and spatially selective, resembles the psychological phenomena of selective spatial attention".

Diese dreifache Unterteilung in Verschiebungen der Fovea (physical saccade), Verschiebungen der Aufmerksamkeit (attentional saccade) und Verschiebungen des PRF's ist umso mehr begründbar, als eine 'Aufmerksamkeitssaccade' nicht automatisch auch eine begleitende Verschiebung des PRF's implizieren muß; auch Experiment (4) zeigte diesbezüglich lediglich die Dissoziation von PRF-Verschiebung und physikalischer Saccade; PRF-Verschiebungen blieben jedoch weiterhin mit Aufmerksamkeitssaccaden verbunden.

Zu einer ad hoc-Demonstration der Separierbarkeit auch von PRF (pursuit receptive field) und ARF (attentional receptive field) braucht man nur beide Zeigefinger als Fixationsziele in eine frontale Ebene vor sich zu halten und einen der Finger sinusförmig mit einer Frequenz unter 1 Hz von links nach rechts und zurück zu bewegen. Unabhängig davon, welchen Fin-

ger man mit der Fovea fixiert (somit unabhängig davon, ob man eine sinusförmige oder keine Folgebewegung induziert), ist es vom subjektiven Eindruck her offensichtlich, daß räumlich-selektive Aufmerksamkeit, die gegen das jeweilige nicht-foveale Ziel gerichtet wird (attentional saccade), mit Leichtigkeit aufrechterhalten werden kann; diese Beobachtung bedarf natürlich der experimentellen Verifikation. Es scheint somit jedoch, daß PRF (in diesem Fall in der Fovea gelegen) und ARF nicht notwendig miteinander gekoppelt sind. Ferner kann das ARF sinusförmig über die Retina wandern, entweder durch Bewegung des Zieles oder der Retina selbst; dies deutet darauf hin, daß neben "attentional saccades" auch ein "attentional pursuit" möglich ist.

Die in diesem Abschnitt beschriebenen Daten weisen darauf hin, daß bei Experimenten zur Analyse blickmotorischer Kontrollsysteme nicht nur ein allgemein-visueller Aufmerksamkeitsgrad, sondern auch Mechanismen räumlich-selektiver visueller Aufmerksamkeit im Detail zu berücksichtigen sind.

D. ZUSAMMENFASSUNG

In der vorliegenden Arbeit wurde der Einfluß von visuell-vestibulärer Interaktion und von Fokussierung visueller Aufmerksamkeit auf Bewegungswahrnehmung und Steuerung glatter Augenfolgebewegungen untersucht. Es wurde hierzu eine visuomotorische Illusion (Sigma-Bewegung) verwandt, bei der eine optische Scheinbewegung notwendig an die Folgebewegung selbst gebunden war:
Ein räumlich periodisches Muster wurde während einer parallel zur Periodizität laufenden glatten Folgebewegung unter stroboskopischer Beleuchtung scheinbewegt gesehen, wenn das Bild auf der Retina während einer Dunkelpause (Blitzintervall) um näherungsweise eine oder mehrere Musterperioden verschoben wurde.

(1) Bei passiver sinusförmiger Rotation der Versuchsperson (VP) vor einem erdstationären Streifenmuster erfolgte eine lineare Addition von vestibulär induzierten und Sigma-optokinetischen Augenbewegungen, zu der die visuelle Relativbewegung zwischen Muster und VP nicht wesentlich beitrug. Trotz der resultierenden sinusförmigen Modulation der Augengeschwindigkeit und sogar bei einer zeitweise möglichen Umkehrung der Bewegungsrichtung der Augen im Kopf wurde die Sigma-Bewegung des Streifenmusters als im extrapersonalen Raum mit konstanter Geschwindigkeit fortlaufend wahrgenommen; dies korrespondierte zur konstanten Winkelgeschwindigkeit des Blickes (Auge im Raum).

(2) Zur passiven Rotation vergleichbare Befunde ergaben sich bei aktiver Kopfbewegung der VP vor erdstationärem Muster; selbst bei einer Hauptfrequenz der Kopfbewegung von bis zu 4.0 Hz war die Fortführung eines Sigma-optokinetischen Nystagmus (Sigma-OKN) mit nur geringem Abfall des Verstärkungsfaktors möglich.

(3) Auch wenn die räumliche Periodizität des Streifenmusters durch dichoptische Präsentation von Julesz-Stereomustern von der anatomischen auf die "zyklopische" Retina verlagert wurde, waren Kopfbewegungen während des Sigma-OKN möglich; die neuronalen Mechanismen visuell-vestibulärer Interaktion sind somit zumindest teilweise auf oder über der Ebene binokulärer Fusion und Stereopsis anzunehmen.

(4) Bei gekoppelter, sinusförmiger oder auch aperiodischer Rotation von VP und Streifenmuster konnte die vestibulär induzierte Augenbewegung bei Blitzfrequenzen über 10/s größtenteils unterdrückt werden; bei hohen Be- oder Entschleunigungen, die beispielsweise bei Auslösung eines postrotatorischen Nystagmus (PRN) erreichbar waren, konnte über den dann nicht mehr zu unterdrückenden vestibulo-oculären Reflex (VOR) - je nach Richtungsverhältnis von PRN und Sigma-OKN - eine Umkehrung oder eine Beschleunigung des Sigma-OKN induziert werden. Bei guter VOR-Suppression mit niedrigen Beschleunigungswerten (z.B. während Sinusrotation mit 0.1 Hz $\pm$ 40°) wurde trotz der resultierenden, nahezu konstanten Augengeschwindigkeit im Kopf die Sigma-Bewegung als im extrapersonalen Raum parallel zur Eigenbewegung der VP moduliert wahrgenommen; dies entsprach wiederum dem Verhalten der Blickgeschwindigkeit (Auge im Raum).

(5) Darüber hinaus wurde von den VPs ein variierendes Innervationsempfinden für die annähernd geschwindigkeitskonstante Augenbewegung beschrieben, und zwar abhängig von den jeweilig wechselnden Beiträgen durch vestibulär-reflexive Induzierung und Blickfolgeimpuls.

(6) Die Abhängigkeit der VOR-Suppression von den Parametern Blitzfrequenz, Musterperiode und Suppressionsmodus (Fixation oder OKN) sowie von deren wechselseitiger Interaktion wurde in mehreren experimentellen Ansätzen im Detail analysiert;

die VOR-Suppression wurde auch während eines phi-optokinetischen Nystagmus, erzeugt durch ein real rotierendes Muster mit sehr großer Musterperiode, untersucht.
Die VOR-Suppression wurde jeweils schlechter mit fallender Blitzfrequenz, mit kleineren Musterperioden sowie beim Übergang von Fixations- zu OKN-Modus. "Willentliche", nicht-visuelle VOR-Suppression im Dunkeln konnte bei beiden Suppressionsmodi als Grenzfall für sehr lange Blitzintervalle interpretiert werden. Auf Grund dieser Ergebnisse ist die - in der Literatur bislang umstrittene - Unterscheidung von Fixation und Folgebewegung in motorische Kategorien je eigener Qualität auch für VOR-Suppression als relevant anzusehen. Diese Auffassung könnte mittels klinischer Studien bzw. durch kontrollierte Läsionen im Tiermodell überprüft werden.

(7) Die Suppression vestibulär und optokinetisch induzierter Augenbewegungen hing in vergleichbarer Weise vom Parameter Blitzfrequenz ab; als gemeinsame Grundlage kann das Antwortverhalten visueller Neurone jenseits von Retina und corpus geniculatum laterale angesehen werden, die eine obere Frequenzgrenze ihrer zeitlichen Signalauflösung zwischen 5 und 10 Hz aufweisen. Die zu fordernde Verarbeitung in den optischen Cortices von visuellen Signalen für Suppressionszwecke relativiert die funktionelle Bedeutung direkter, subkortikaler Verbindungen von der Retina zu vestibulären Hirnstammarealen beim Menschen.

(8) Aus der Diskussion dieser Ergebnisse anhand der Literatur wurde ein Modell erarbeitet, in dem sich visuelle Bewegungswahrnehmung und Steuerung glatter Augenfolgebewegungen auf ein Koordinatensystem des extrapersonalen Raumes beziehen; primäre Bezugsgröße ist dabei nicht die kopfbezogene Okulomotorik, sondern die einer Augenbewegung im Raum entsprechende Blickfolgemotorik.

(9) Eine derartige Blickfolgebewegung erfordert eine Zielselektion. Natürlicherweise wird dies durch Foveation erreicht, und foveale Fehlersignale steuern die Folgebewegung. Es wurde daher des weiteren der Einfluß räumlich-selektiver visueller Aufmerksamkeit auf die Leitung von Folgebewegungen untersucht:

(a) Während mit hoher Aufmerksamkeit durchgeführter fovealer Folgebewegungen konnten Geschwindigkeits-, aber auch Positionsfehler minimiert werden.

(b) Wenn Blickzentrum und Aufmerksamkeitsfokus zusammenfielen, waren "perzeptuell-foveale" Ziele auch während des Verfolgens einer visuo-motorischen Illusion (Sigma-Bewegung) zur Steuerung von Folgebewegungen hinreichend.

(c) Es war möglich, mittels räumlich-selektiver visueller Aufmerksamkeit alternativ einen von zwei kompetierenden peripheren Bewegungsreizen zu verfolgen.

(d) Während intra-/extrafovealer oder rein intrafovealer Konfliktstimulation stand in der Hierarchie der Kontrolle von Augenfolgebewegungen die Kategorie "kognitiv- oder räumlich-selektive visuelle Aufmerksamkeit" über der Kategorie "foveale Fehlersignale". Die momentane Folgebewegung könnte daher als leicht meßbarer Indikator für eine intern ablaufende Ausrichtung der selektierenden Aufmerksamkeit genutzt werden.

(10) Räumlich-selektive visuelle Aufmerksamkeit und kognitive Faktoren ermöglichen als intervenierende Variablen eine Kontrolle der Koppelung von retinaler Afferenz und optomotorischer Efferenz und repräsentieren somit ein konzeptuelles System zum Studium von Wechselwirkungen zwischen Sensomotorik und "höheren" Hirnfunktionen.

E. LITERATURVERZEICHNIS

ABEL A., R.B. DAROFF and L.F. dell'OSSO (1979): Horizontal pursuit defect nystagmus.
Ann. Neurol. (5), 449-452

ADLER B. and O.-J. GRÜSSER (1979): Apparent movement and appearance of periodic stripes during eye movements across a stroboscopically illuminated random dot pattern.
Exp. Brain Res. (37), 537-550

ADLER B. and O.-J. GRÜSSER (1981): Apparent movement perception, eye pursuit movements and optokinetic nystagmus elicited by stroboscopically illuminated stationary periodic stereopatterns.
In: Fuchs A.F. and W. Becker: Progress in oculomotor research, Elsevier/North-Holland, 577-586

ADLER B., H. COLLWIJN, G. CURIO, O.-J. GRÜSSER, M. PAUSE, U. SCHREITER, L. WEISS (1981): Sigma-movement and Sigma-nystagmus: A new tool to investigate the gaze pursuit system and visual movement perception in man and monkey.
Ann. NY Acad. Sci. (374), 284-302

ARISTOTLE (1964): On the soul. Parva naturalia. On breath.
Engl. transl. by W.S. Hett, Cambridge University Press, Cambridge Mass.

ASCHOFF J.C. (1974): Reconsideration of the oculomotor pathway.
In: The Neurosciences, Third Study Program, 305-310, MIT Press, Cambridge, Mass.

ATKIN A. (1967) Selection of sensory information in control of pursuit eye movements.
Psychonom. Sci. (8.4), 133-134

ATKIN A. (1969) Shifting fixation to another pursuit target: selective and anticipatory control of ocular pursuit initiation.
Exp. Neurol. (23), 157-173

AVANZINI G., F. GIROTTI, P. CRENNA and S. NEGRI (1979): Alterations of ocular motility in cerebellar pathology.
Arch. Neurol. (36), 274-280

BARNES G.R. (1981): Visual-vestibular interaction in the coordination of voluntary eye and head movements.
In: Fuchs A.F. and W. Becker: Progress in oculomotor research, Elsevier/North-Holland, pp. 299-308

BARNES G.R. (1982): The effects of retinal location and strobe rate of head-fixed visual targets on the suppression of vestibular nystagmus.
In: Lennerstrand G. et al. (eds.): Functional basis of ocular motility disorders, Pergamon Press, Oxfod, New York

BARNES G.R. and A. EDGE (1983a): The effects of strobe rate of head-fixed visual targets on suppression of vestibular nystagmus.
Exp. Brain Res. (50), 228-236

BARNES G.R. and A. EDGE (1983b): Non-linear effects in visual suppression of vestibular nystagmus.
Exp. Bain Res. (52), 9-19

BARR C.C., L.W. SCHULTHEIS and D.A. ROBINSON (1976): Voluntary, non-visual control of the human vestibulo-ocular reflex.
Acta Otolaryngol. (81), 365-375

BEHRENS F., H. COLLEWIJN and O.-J. GRÜSSER (1985): Velocity step responses of the human gaze pursuit system. Experiments with Sigma-movement.
Vis. Res. (25), 893-905

BEHRENS F. and O.-J. GRÜSSER (1978): Bewegungswahrnehmung und Augenbewegungen bei Flickerbelichtung unbewegter visueller Muster.
In: Kommerell G. (Hrsg.): Augenbewegungsstörungen. Bergmann, München, 273-284

BEHRENS F. and O.-J. GRÜSSER (1979): Smooth pursuit eye movements and optokinetic nystagmus elicited by intermittently illuminated stationary patterns.
Exp. Brain Res. (37), 317-336

BEHRENS F. and O.-J. GRÜSSER (1982): On the additivity of Sigma- and Phi-movement in visual perception and oculomotor control.
Human Neurobiol. (1), 121-127

BEHRENS F., H. BENSEL, O.-J. GRÜSSER, M. PAUSE, P. RICKMEYER and U. SCHREITER (1979): Sigma-movement and Phi-movement.
Neuroscience Letters (Suppl. 3), 105

BENSEL H. (1982): Der optokinetische Phi-Nystagmus.
Diss.-Schrift, Berlin

BENSON A.J. and G.R. BARNES (1978): Vision during angular oscillation: the dynamic interaction of visual and vestibular mechanisms.
Aviat. Space Environ. Med. (49), 340-345

BISCHOF N. (1966a): Psychophysik der Raumwahrnehmung.
10. Kap. in: Handbuch der Psychologie. I, 1: Wahrnehmung und Bewußtsein. Hrsg.: W. Metzger, Verlag für Psychologie, Göttingen

BISCHOF N. (1966b): Stellungs-, Spannungs- und Lagewahrnehmung.
11. Kap. in: Handbuch der Psychologie. I, 1: Wahrnehmung und Bewußtsein. Hrsg.: W. Metzger, Verlag für Psychologie, Göttingen

BOCK O. (1982): Non-linear interaction of the vestibular and the eye tracking system in man.
Exp. Brain Res. (47), 461-464

BRAAK J.W.G. ter (1936): Untersuchungen über optokinetischen Nystagmus.
Arch. Neerl. Physiol. (21), 309-376. Translated by Collewijn H. (1981). In: The oculomotor system of the rabbit and its plasticity, Springer, Berlin

BRANDT TH., W. BÜCHELE, F. ARNOLD (1977): Arthrokinetic nystagmus and egomotion sensation.
Exp. Brain Res. (30): 331-338

BROADBENT D.E. and M. GREGORY (1963): Division of attention and the decision theory of signal detection.
Proc. Ry. Soc. Lond. (Biol.)(158), 222-231

BÜTTNER U. and U.W. BUETTNER (1978): Parietal cortex (2v) neuronal activity in the alert monkey during natural vestibular and optokinetic stimulation.
Brain Res. (153), 392-397

BUETTNER U.. and U. BÜTTNER (1979): Vestibular nuclei activity in the alert monkey during suppression of vestibular and optokinetic nystagmus.
Exp. Brain Res. (37), 581-593

BÜTTNER U.W., J. DICHGANS and O.-J. GRÜSSER (1982): Efferent motion perception (Sigma-movements) and Sigma-pursuit in neurological patients.
In: Lennerstrand G. et al. (eds.): Functional basis of ocular motility disorders. Pergamon Press, Oxford, New York

BUETTNER U.W., V. HENN and L.R. YOUNG (1981): Frequency response of the vestibulo-ocular reflex (VOR) in the monkey.
Aviat. Space Environ. Med. (52), 73-77

BUIZZA A. and R. SCHMID (1982): Visual-vestibular interaction in the control of eye movement: mathematical modelling and computer simulation.
Biol. Cyb. (43), 209-223

BUSHNELL C., M. GOLDBERG, D. ROBINSON (1981): Behavioral enhancement of visual responses in monkey cerebral cortex. I. Modulation in posterior parietal cortex related to selective visual attention.
J. Neurophysiol. (46), 755-772

CHAMBERS B.R. and M.A. GRESTY (1982): Effects of fixation and optokinetic stimulation on vestibulo-ocular reflex suppression.
J. Neurol. Neurosurg. Psych. (45), 998-1004

CHAMBERS B.R. and M.A. GRESTY (1983): The relationship between disordered pursuit and vestibulo-ocular reflex suppression.
J. Neurol. Neurosurg. Pych. (46), 61-66

CHENG M., J.S. OUTERBRIDGE (1975): Optokinetic nystagmus during selective retinal stimulation.
Exp. Brain (23), 129-139

COLLEWIJN H. (1975): Direction-selective units in the rabbit's nucleus of the optic tract.
Brain Res. (100), 489-508

COLLEWIJN H., G. CURIO and O.-J. GRÜSSER (1981): Interaction of the vestibulo-ocular reflex and Sigma-optokinetic nystagmus in man.
In: Fuchs A.F. and W. Becker: Progress in oculomotor research. Elsevier/North-Holland, 567-576

COLLEWIJN H., G. CURIO and O.-J. GRÜSSER (1982): Spatially selective visual attention and generation of eye pursuit movements.
Human Neurobiol. (1), 129-139

COLLEWIJN H., G. van DIE, J. van de STEEN (1981): (personal communcation)

COLLEWIJN H., F. van der MARK, T.C. JANSEN (1975): Precise recording of human eye movements.
Vision Res. (15), 447-450

CONWAY J.L., G.T. TIMBERLANKE and A.A. SKAVENSKI (1981): Oculomotor changes in cats reared without experiencing continuous retinal image motion.
Exp. Brain Res. (43), 229-232

CRITCHLEY M. (1953): The parietal lobes.
Arnold, London

CURIO G. and O.-J. GRÜSSER (1985): Visual-vestibular interaction studied with stroboscopically illuminated visual patterns.
Exp. Brain Res. (58), 294-304

DICHGANS J. and R. JUNG (1969): Attention, eye movements and motion detection: facilitation and selection in optokinetic nystagmus and railway nystagmus.
In: Evans C.R., T.B. Mulholland (eds.): Attention in neurophysiology. Butterworths, London, 348-376

DICHGANS J., B. NAUCK, E. WOLPERT (1973): The influence of attention, vigilance and stimulus area on optokinetic and vestibular nystagmus and voluntary saccades.
In: Zikmund V. (ed.): The oculomotor system and brain function. Butterworths, London, 281-293

DICHGANS J., G.M. v. REUTERN and U. RÖMMELT (1978): Impaired suppression of vestibular nystagmus by fixation in cerebellar and non-cerebellar patients.
Arch. Psychiatr. Nervenkr. (226), 183-199

DIE G. van and H. COLLEWIJN (1982): Optokinetic nystagmus in man: role of central and peripheral retina and occurrence of asymmetries.
Human Neurobiol. (2), 111-119

DUBOIS M.F.W., H. COLLEWIJN (1979): Optokinetic reactions in man elicited by localized retinal motion stimuli.
Vision Res. (19), 1105-1115

ENGEL F.L. (1971): Visual conspicuity, directed attention and retinal locus.
Vision Res. (11), 563-576

ENGEL F.L. (1974): Visual conspicuity and selective background interference in eccentric vision.
Vision Res. (14), 459-471

ENGEL F.L. (1976): Visual conspicuity as an external determinant of eye movements and selective attention.
Ph. D. Thesis, Technische Hogeschool Eindhoven,

ESTANOL B., R. ROMERO and J. COROCRA (1979): Effects of cerebellectomy on eye movements in man.
Arch. Neurol. (36), 281-284

FUCHS, A.F. and W. BECKER (eds.) (1981): Progress in oculomotor research.
Elsever/North-Holland

GERTZ H. (1916): Über gleitende (langsame) Augenbewegung.
Z. Psychol. Physiol. Sinnesorg., Abt. 2 Z. Sinnesphysiol. (49), 29-58

GOLDBERG M.E., M.C. BUSHNELL (1981): Behavioral enhancement of visual responses in monkey cerebral cortex. II. Modulation in frontal eye fields specifically related to saccades.
J. Neurophysiol. (46), 773-787

GONSHOR A. and G. MELVILLE JONES (1973) Changes of human vestibuloocular response induced by vision reversal during head rotation.
J. Physiol. (Lond.)(256),, 361-379

GOTTSCHALK, C., O.-J. GRÜSSER, M. LINDAU (1978): Tracking movements of the eyes elicited by auditory stimuli at a constant angular velocity.
Pflügers Arch. (377), R46

GRIND W.A. van de, O.-J. GRÜSSER and H.U. LUNKENHEIMER (1973): Temporal transfer properties of the afferent visual system. Psychophysical, neurophysiological and theoretical investigations.
In: Jung R. (ed.): Handbook of sensory physiology. Vol. VII/3A, 431-573, Springer, Berlin, Heidelberg, New York

GRÜSSER O.-J. (1984): J.E. Purkyne's contributions to the physiology of the visual, the vestibular and the oculomotor systems.
Human Neurobiol. (3), 129-144

GRÜSSER O.-J. and U. GRÜSSER-CORNEHLS (1969): Neurophysiologie des Bewegungssehens. Bewegungsempfindliche und richtungsspezifische Neurone im visuellen System.
Ergebn. Physiol. (61), 178-256

GRÜSSER O.-J., M. PAUSE and U. SCHREITER (1979): Three methods to elicit Sigma-optokinetic nystagmus in Java monkeys.
Exp. Brain Res. (35), 515-526

GRÜSSER-CORNEHLS U. (1968): Response of movement detecting neurons of the frog's retina to moving patterns under stroboscopic illumination.
Pflügers Arch. (303), 1-13

HELMHOLTZ H. von (1866): Handbuch der physiologischen Optik. Voss, Leipzig, 2nd Edition 1896, p. 1334

HERING E. (1879): Der Raumsinn und die Bewegungen des Auges.
In: Handbuch der Physiologie (3). Hrsg.: L. Hermann, Vogel, Leipzig

HEYWOOD S. (1973): Pursuing stationary dots: smooth eye movements and apparent movement.
Perception (2), 181-195

HÖRNSTEN G. (1979): Constant error of visual egocentric localisation in patients with acute vestibular disorders.
Brain (102), 685-700

HOFFMANN K.P. and A. SCHOPPMANN (1975): Retinal input to direction selective cells in the tractus opticus of the cat.
Brain Res. (99), 359-365

HOFMANN F.B. (1925): Die Lehre vom Raumsinn des Auges.
Springer, Berlin

HOLST E. von and H. MITTELSTAEDT (1950): Das Reafferenzprinzip: Wechselwirkungen zwischen Zentralnervensystem und Peripherie.
Naturwissenschaften (20), 464-476

HOOD J.D. and S. KORRES (1979): Vestibular suppression in peripheral and central vestibular disorders.
Brain (102), 785-804

HYVÄRINEN J. (1982): Neurobiology of the primate parietal lobe.
Springer, Berlin, Heidelberg, New York

JAEGER J. and V. HENN (1981): Habituation of the vestibulo-ocular reflex (VOR) in the monkey during sinusoidal rotation in the dark.
Exp. Brain Res. (41), 108-114

JAEGER J., V. HENN, W. LANG, T.S. MILES and W. WAESPE (1981): Vestibular unit activity in monkeys with horizontal gaze palsy.
In: Fuchs A.F. and W. Becker: Progress in oculomotor research. Elsevier/North-Holland, 89-96

JASPERS K. (1953): Allgemeine Psychopathologie.
6. Aufl. Springer, Berlin, Göttingen, Heidelberg, 748

JENKINS H.A., V. HONRUBIA, R.W. BALOH, R.D. YEE and C.G.Y. LAU (1979): Modification of constant optokinetic nystagmus by vestibular stimulation.
Arch. Otlaryngol. (105), 132-136

JUNG R. (1953): Nystagmographie. Zur Physiologie und Pathologie des optisch-vestibulären Systems beim Menschen.
In: Bergmann G. von, W. Frey und H. Schwieg (Hrsg.): Handbuch der inneren Medizin. (Bd. V, 1), 1325-1379, Springer, Berlin, Göttingen, Heidelberg

JUNG R. (1973): Visual perception and neurophysiology.
In: Jung R. (ed.), Handbook of Sensory Physiology. Vol. VII/3A, Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 1-152

JUNG R. (1978): Perception, consciousness and visual attention.
In: Buser and Rougeul-Buser (eds.): Cerebral correlates of conscious experience. Elsevier, New York, 15-36

KAWANO K., M. SASAKI and . YAMASHITA (1980): Vestibular input to visual tracking neurons in the posterior parietal association cortex of the monkey.
Neuroscience Letters (17), 55-61

KOENDERINK J.J. and A.J. van DOORN (1980): Dual percept of movement and spatial periodicity in stroboscopically illuminated moving noise patterns.
J. Opt. Soc. Am. (70), 456-458

KOENIG E., J.H.J. ALLUM and J. DICHGANS (1978): Visual-vestibular interaction upon nystagmus slow phase velocity in man.
Acta Otolaryngol. (85), 397-410

KOERNER F. (1972): Optokinetc stimulation of an immobilized eye in the monkey.
Bibl. Ophthalmol. (82), 298-307

KOERNER F., P.H. SCHILLER (1972): The optokinetic response under open and closed loop conditions in the monkey.
Exp. Brain Res. (14), 318-330

KOMMERELL G. and U. KLEIN (1971): Über die visuelle Regelung der Okulomotorik: Die optomotorische Wirkung exzentrischer Nachbilder.
Vis. Res. (11), 905-920

KOMMERELL G. and R. TÄUMER (1972): Investigations of the eye tracking system through stabilized retinal images.
In: Dichgans J. and E. Bizzi (eds.): Cerebral control of eye movements and motion perception. Karger, Basel

LACKNER J.R., J.A. MATHER (1981): Eye-hand tracking using afterimages.
Exp. Brain Res. (44), 138-142

LAMONTAGNE C. (1973): A new experimental paradigm for the investigation of the secondary system of human visual motion perception.
Perception (2), 167-180

LANMAN J., E. BIZZI and J. ALLUM (1978): The coordination of eye and head movement during smooth pursuit.
Brain Res. (153), 39-53

LAU C.G.Y., V. HONRUBIA, H.A. JENKINS, R.. BALOH and R.D. YEE (1978): Linear model for visual-vestibular interaction.
Aviat. Space Environ. Med. (47), 880-885

LISBERGER S.G., C. EVINGER, G.W. JOHANSON and A.F. FUCHS (1981): Relationship between eye acceleration and retinal image velocity during foveal smooth pursuit in man and monkey.
J. Neurophysiol. (44), 229-249

LYNCH J.C. (1980): The functional organization of posterior parietal association cortex.
Behav. Brain Sci. (3), 485-499

MACH E. (1918): Die Analyse der Empfindungen und das Verhältnis des Physischen zum Psychischen.
7. Aufl., Jena, Fischer

MACK A., R. FENDRICK and J. PLEUNE (1979): Smooth pursuit eye movements: is perceived motion necessary?
Science, 1361-1363

MANDL G. and G. MELVILL JONES (1979): Rapid visual-vestibular interaction during visual tracking in strobe light.
Brain Res. (165), 133-138

MATIN L. (1972): Eye movements and perceived visual direction.
In: Jameson D. and L.M. Hurvich (eds.): Handbook of Sensory Physiology. Vol. VII/4, 331-380, Springer, Berlin, Heidelberg, New York

METZGER W. (1966): Der Ort der Wahrnehmungslehre im Aufbau der Psychologie.
1. Kpt. in: Handbuch der Psychologie. I, 1: Wahrnehmung und Bewußtsein.Hrsg.: Metzger, W., Verlag für Psychologie, Göttingen

MICHALSKI A., M. KOSUT and B. ZERNICKI (1977): The ocular following reflex elicited from the retinal periphery in the cat.
Vis. Res. (17), 713-736

MILES F.A., D.J. BRAITMAN and B.M. DOW (1980): Long-term adaptive changes in primate vestibulo-ocular reflex. IV. Electrophyiological observations in flocculus of adapted monkeys.
J. Neurophysiol. (43), 1477-1493

MÜLLER, G.E. (1917): Zur Analyse der Gedächtnistätigkeit und des Vorstellungsverlaufs.
Z. Psychol. Erg. Bd. (8)

MURPHY B.J., E. KOWLER and R.M. STEINMAN (1975): Slow oculomotor control in the presence of moving backgrounds.
Vis. Res. (15), 1263-1268

NEISSER U. (1975): Cognition and reality.
Freeman, San Francisco

NELSON J.I. (1974): Motion sensitivity in peripheral vision.
Perception (3), 151-152

OUTERBRIDGE J., G. MANDL and M. GORAYEB (1977): How do visual cells synthetize responses to moving light stimuli?
Neuroscience Abstr., B (1825), 572

PIKLER J. (1929): Über die Angriffspunkte des Willens am Körper.
Z. Psychol. (110) 288 ff., zit. in Bischof (1966b)

POSNER M.J. (1980): Orienting of attention.
Quart. J. Exp. Psychol. (32), 3-25

POST R.B. and H.W. LEIBOWITZ (1982): The effect of convergence on the vestibulo-ocular reflex and implications for perceived movement.
Vis. Res. (22), 461-465

PRECHT W. (1978): Neuronal operations in the vestibular system.
Studies of Brain Function, Vol. 2, Springer, Berlin, Heidelberg, New York

ROBINSON D.A. (1963): A method of measuring eye movements using a scleral search coil in a magnetic field.
Institute of Electrical and Electronics Engineers, Transactions on Bio-medical Electronics, BME-10, 137-145

ROBINSON D.A. (1965): The mechanics of human smooth pursuit eye movements.
J. Physiol. (Lond.) (180), 569-591

ROBINSON D.A. (1982): A model of cancellation of the vestibulo- ocular reflex.
In: Lennerstrand G. et al. (eds.): Functional basis of ocular motility disorders. Pergamon Press, Oxford, New York

SHARPE J.A. and A.W. LO (1981): Voluntary and visual control of the vestibulo-ocular reflex after cerebral hemidecortication.
Ann. Neurol. (10), 164-172

SPERRY R.W. (1950) Neural basis of the spontaneous optokinetic response produced by visual inversion.
J. Comp. Physiol. Psychol. (43), 482-489

STEINBACH M.J. (1976): Pursuing the perceptual rather than the retinal stimulus.
Vision Res. (16), 1371-1376

STOPER A.E. (1967): Vision during pursuit movement: the role of oculo-motor information.
Thesis Ph. D., Brandeis University,

TÄUMER R. (1975): Untersuchungen über das elektrische Potential der Netzhaut des Menschen.
Habil.-Schrift, Berlin

TAKAHASHI M., T. UEMURA and T. FUJISHIRO (1980): Studies of the vestibulo-ocular reflex and visual-vestibular interactions during active head movements.
Acta Otolaryngol. (90), 115-124

TAKEMORI S., M. ONO and T. MAEDA (1979): Cerebral contribution to the visual suppression of vestibular nystagmus.
Arch. Otolaryngol. (105), 579-581

UEXKÜLL J. von (1920): Theoretische Biologie.
Springer Verlag, Berlin

WAESPE W. and V. HENN (1978): Conflicting visual-vestibular stimulations and vestibular nucleus activity in alert monkeys.
Exp. Brain Res. (33), 203-211

WAESPE B., W. WAESPE and V. HENN (1980): Subjective velocity estimation during conflicting visual-vestibular stimulation.
Arch. Psychiatr. Nervenkr. (228), 109-116

WERTHEIMER M. (1912): Experimentelle Studien über das Sehen von Bewegung.
Z. Psychol. (61), 161-265

WINTERSON B.J., R.M. STEINMAN (1978): The effect of luminance on human smooth pursuit of perifoveal and foveal targets.
Res. (18), 1165-1172

WOLFE J.M., R. HELD and J.A. BAUER Jr. (1981): A binocular contribution to the production of optokinetic nystagmus in normal and stereoblind subjects.
Vis. Res. (21), 587-590

WYATT H.J. and J. POLA (1981): Slow eye movements to eccentric targets.
Invest. Ophthal. Vis. Sci. (21), 447-483

YASUI S. and L.R. YOUNG (1975): Perceived visual motion as effective stimulus to pursuit eye movement system.
Science (190), 906-908

ZACHARIAS G.L. and L.R. YOUNG (1981): Influence of combined visual and vestibular cues on human perception and control of horizontal rotation.
Exp. Brain Res. (41), 159-171

ZAMBARBIERI D., R. SCHMID, C. PRABLANC, G. MAGENES (1981): Characteristics of eye movements evoked by the presentation of acoustic targets.
In: Fuchs A.F., W. Becker (eds.): Progress in oculomotor research. Elsevier, New York, Amsterdam, Oxford, 559-564

DANKSAGUNG

Herrn Prof. Dr. Otto-Joachim Grüsser möchte ich anläßlich des Abschlusses dieser Arbeit herzlich danken für seine grundlegende Anleitung zum wissenschaftlichen Arbeiten, für die thematische Anregung zu den Fragestellungen der vorliegenden Studie sowie insbesondere für seine stete Bereitschaft zu kritisch-konstruktiver Diskussion.

Herrn Prof. Dr. Han Collewijn und seinen Mitarbeitern Dr. Jan van der Steen und Dr. Ernst-Peter Tamminga vom Physiologischen Institut der Erasmus Universiteit Rotterdam danke ich sehr für die wiederholte Arbeitsmöglichkeit in ihrem Labor sowie insbesondere für ihre persönliche Hilfestellung während Durchführung und Auswertung zahlreicher Einzelexperimente.

Mein Dank gilt auch allen Mitarbeitern der neurophysiologischen Abteilung des Instituts für Physiologie der Freien Universität Berlin, insbesondere Frau Judith Dames für vielfältige Hilfen bei den experimentellen Arbeiten, Herrn Dipl.-Ing. Lutz Weiß für die Entwicklung des Nystagmus-analysierenden Computerprogramms, Frau I. Knierim und Frau U. Saykam für zahlreiche Schreibarbeiten, Frau Krawczynski und Herrn Winzer, Zeichenabteilung, und Herrn P. Holzner, Fotoabteilung, für ihre Hilfe bei der Erstellung der Abbildungen, sowie Frau Dagmar Gründler für das sorgfältige Schreiben der Arbeit.

Herrn Dr. Helmut Rahn von der Studienstiftung des deutschen Volkes möchte ich für die unbürokratische Unterstützung mehrerer Kongreßfahrten danken. Die Forschungsreisen nach Rotterdam wurden über ein Twinning Grant des European Training Program der European Science Foundation (Prof. Grüsser/Prof. Collewijn) gefördert.

LEBENSLAUF

Am 27.02.1958 wurde ich als erster Sohn des Dr. Bernhard Kytzler und seiner Ehefrau Eleonore, geb. Curio, in Berlin geboren.

Meine Schulausbildung (1964-1976) schloß ich mit dem Abitur am Evangelischen Gymnasium zum Grauen Kloster in Berlin-Wilmersdorf ab.

Im Wintersemester 1976/77 nahm ich das Studium der Humanmedizin an der Freien Universität Berlin auf, wo ich seit dem Sommer 1979 in der Arbeitsgruppe von Herrn Prof. Dr. O.-J. Grüsser am Physiologischen Institut als Doktoratsstudent mitarbeitete.

Vom Sommersemester 1977 bis zum Studienabschluß im Wintersemester 1982/83 war ich Stipendiat der Studienstiftung des deutschen Volkes. 1978/79 arbeitete ich als studentischer Tutor am Institut für Anatomie der FUB.

Nach Bestehen des dritten Abschnitts der Ärztlichen Prüfung am 06.12.1982 erhielt ich die Approbation als Arzt, arbeitete vom 01.01. bis zum 07.11.1983 als wissenschaftlicher Mitarbeiter in der Neurochirurgischen Klinik im Universitätsklinikum Steglitz und wechselte anschließend in die Neurologische Klinik im selben Hause.

Papyrus-Druck GmbH Berlin ☎ 3416451
Dissertationen